

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

INSTITUTO DE BIOLOGIA



FRANCISCO DE ARRUDA MACHADO

**"HISTÓRIA NATURAL DE PEIXES DO PANTANAL: COM DESTAQUE
EM HÁBITOS ALIMENTARES E DEFESA CONTRA PREDADORES"**

Tese apresentada ao Instituto de Biologia para
obtenção do título de Doutor em Ecologia.

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato (a)
Francisco de Arruda
Machado
e aprovada pela Comissão Julgadora.

Orientador: Prof. Dr. Ivan Sazima

Ivan Sazima

Campinas, SP

2003

UNIDADE	30
Nº CHAMADA	11 Unicamp
	M18h
V	EX
TOMBO BC/	66180
PROC.	16-124103
C	<input type="checkbox"/>
D	<input checked="" type="checkbox"/>
PREÇO	R\$ 11,00
DATA	07/08/03
Nº CPD	

CM00187292-1
Bib vol 297800

**FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA - UNICAMP**

M18h Machado, Francisco de Arruda
 História natural de peixes do pantanal: com destaque em hábitos alimentares e defesa contra predadores /Francisco de Arruda Machado. -- Campinas, SP:[s.n.], 2003.

Orientador: Ivan Sazima
 Tese (doutorado) – Universidade Estadual de Campinas.
 Instituto de Biologia.

1. Peixes. 2. Hábitos alimentares. 3. Defesa. I. Sazima, Ivan. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

Data Defesa 23/04/2003

BANCA EXAMINADORA

ASSINATURA

MEMBROS TITULARES

Prof. Dr. Ivan Sazima

Ivan Sazima

Prof. Dr. Heraldo Antônio Britski

Heraldo Britski

Prof. Dr. Miguel Petreire Júnior

MP

Prof. Dra. Virgínia Sanches Uieda

Virgínia Sanches Uieda

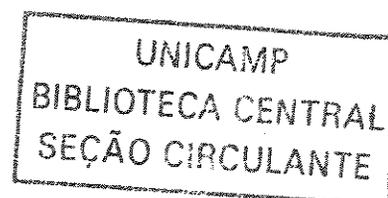
Prof. Dr. Jansen Alfredo Sampaio Zuanon

J. A.

MEMBROS SUPLENTES

Prof. Dr. Wesley Rodrigues Silva

Prof. Dr. José Roberto Tiago



10326746

Dedico este trabalho para o "Seu" Aquino Machado, que me ensinou desde os primeiros passos a conhecer e a gostar dos peixes; da popa de uma canoa, no rio, baías ou alagados mostrou-me como eu poderia, de forma simples, entender o modo de vida dos peixes que bem conhecia e para Dona "Iná" que tem uma forma toda especial de amar e ensinar para a vida, ambos torcendo e sonhando com o meu doutoramento.

Agradecimentos

Agradeço ao Instituto de Biociências da Universidade Federal de Mato Grosso por todo o apoio institucional concedido para a realização deste trabalho;

A Ivan Sazima pela amizade e paciência, assim como também pelos ensinamentos valiosos e a orientação precisa;

À família Sazima pelas acolhidas e os bons momentos vividos em Campinas;

Aos colegas professores do IB/UFMT, em especial a Vera Lúcia, Cátia, Germano, Flávia Maria, Dalci, Vangil, Marinéz e Iolanda Antônia;

Pela ajuda e sugestões do Dr Junk, Matthias e Peter, parceiros no Projeto Ecologia do Pantanal;

A todos os membros da banca examinadora;

Àqueles que de uma forma ou de outra me ajudaram, mas que devido a grande demora em concluir a tese, infelizmente terminei esquecendo;

Ao grande amigo e pescador Nilso, companheiro no campo, exímio coletor, contador de "causos" e pela alegria sempre contagiante;

A minha Querida "Celinha" pelo constante apoio;

A Eduardo e Fernanda, filhos que me viram irritar numerosas vezes quando perguntavam: E aí pai, essa tese ainda vai sair? Terminei.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 - a - Ambiente de águas cristalinas, com excelente grau de visibilidade, comum nos períodos de cheia e vazante; b - ambiente de águas barrentas, comum na época de seca; note a grande quantidade de jacarés e aves que se aproveitam da concentração de peixes nesses ambientes para se alimentar. 12
- Figura 2 - Concentração de peixes de pequeno porte em ambientes aquáticos do Pantanal na época de vazante; a - Vista superior: nesse tipo de concentração é comum se associarem pequenas espécies de Characiformes, Siluriformes e Cichlidae; b - Vista subaquática: Cinco espécies de peixes em atividade alimentar, 1 - *Astyanax abramis*, 2 - *Cyphocharax gillii*, 3 - *Acestrorhynchus pantaneiro*, 4 - *Satanoperca pappaterra*, 5 - *Crenicichla lepidota*. 17
- Figura 3 - Padrões morfológicos de algumas espécies de peixes do Pantanal: a- *Potamotrygon falkneri*; b - *Liposarcus anisitsi*; c - *Sorubim cf. lima*; d - *Gymnotus cf. carapo*; e - *Synbranchus marmoratus*; f - *Abramites hypselonotus*; g - *Apistogramma trifasciata*; h - *Prochilodus lineatus*; i - *Roeboides bonariensis*; j - *Mylossoma paraguayensis* (modificado de Britski **et al.**, 1999). 25
- Figura 4 - *Potamorrhaphis eigenmanni* próximo a ramos da vegetação aquática em postura estacionária. O padrão morfológico do peixe-agulha, associado ao seu hábito de ficar parado junto à superfície, faz com que os indivíduos fiquem crípticos no ambiente. 64
- Figura 5 - a - *Bujurquina vittata* à noite, estacionária na beira de um barranco, local utilizado para repousar, provavelmente para evitar predadores; b - *Satanoperca pappaterra* em atividade alimentar. À noite os indivíduos desta espécie também têm o hábito de ficar em locais rasos para repousar. 71
- Fig. 6 - Conjunto de peixes diurnos do Pantanal, a - *Poptella paraguayensis* (cerca de 40mm); b - *Hyphessobrycon eques* (cerca de 25mm); c - *Brycon hilarii* (cerca de 200mm); d - *Crenicichla vittata* (cerca de 120mm); e - *Catoprion mento* (cerca de 70mm); f - *Acestrorhynchus pantaneiro* (cerca de 150mm). 77
- Fig. 7 - Conjunto de peixes crepusculares e noturnos do Pantanal: a - *Hypostomus* sp. (cerca de 130mm - noturno); b - *Crenicichla semifasciata* (cerca de 140mm - crepúsculo matutino e vespertino); c - *Hoplias cf. malabaricus* (cerca de 180mm - crepúsculo vespertino); d - *Pimelodella gracilis* (cerca de 65mm noturno); e - *Scoloplax empousa* (cerca de 16mm - noturno); f- *Pseudoplatystoma fasciatum* (cerca de 480mm - noturno). 78

LISTA DE TABELAS

- Tabela I - Espécies de peixes registradas em um trecho do rio Piraputanga, Pantanal de Poconé, em maio de 1998 e a fase do ciclo nictimeral em que apresentam atividade alimentar. **19**
- Tabela II - Peixes diurnos do rio Piraputanga, Mato Grosso: comprimento total, dieta, principais itens alimentares e modo principal de forragear. Arranjo taxonômico de acordo com Britski *et al.* (1999). **26**
- Tabela III - Peixes crepusculares e noturnos do rio Piraputanga, Mato Grosso: comprimento total, dieta, principais itens alimentares e modo de forrageamento. Arranjo taxonômico como na Tabela II. **29**
- Tabela IV - Alguns exemplos comuns de defesas antipredatórias adotadas por peixes do Pantanal Mato-Grossense, registrados no presente estudo (algumas indicadas previamente na literatura). Categorias defensivas conforme Edmunds (1974). Arranjo taxonômico como na Tabela I. **62**

Resumo

Este estudo trata da história natural de peixes do Pantanal, em especial os hábitos alimentares e de defesa contra predadores que estes animais possuem. Os estudos de campo foram feitos em lagoas, vazantes e corixos que ladeiam a Rodovia Transpantaneira, no “Pantanal de Poconé”, Município de Poconé, Mato Grosso (16° 30’ S 56° 45’ W) e em locais semelhantes do “Pantanal de Barão de Melgaço”, Município de Santo Antônio de Leverger, Mato Grosso (16° 06’ S, 55° 50’ W). As viagens ao campo foram sucessivas e abrangeram os três períodos principais do Pantanal: cheia, vazante e seca. Os dados foram colhidos a partir do mês de setembro de 1986 até maio de 1999, num total de 1325 horas de observações de campo, das quais cerca de 70% no período de vazante, cerca de 10% no período de cheia e de 20% no período de seca. Os hábitos dos peixes foram estudados em sessões de observações naturalísticas acompanhando os animais nos seus horários de atividade alimentar (diurna ou noturna). As espécies de peixes observadas e suas seqüências comportamentais foram registradas em placas de PVC branco, a lápis. As observações subaquáticas foram feitas em locais com profundidade de 0,5 a 1,7m, com um mínimo de perturbação aos animais. As espécies de peixes estudadas foram divididas em quatro grandes categorias alimentares: **herbívoras, carnívoras, onívoras e detritívoras**. O modo de forragear foi dividido em dez categorias: **andarilho, caçador de espera, caçador sorrateiro, catador, fossador, raspador de pele, pastador, podador, revolvedor de fundo e sondador de fundo**. Os itens alimentares foram identificados à vista desarmada durante as sessões de observação ou examinados em análises do conteúdo estomacal com o auxílio de estereomicroscópio e microscópio ótico. Os mecanismos de defesa contra predadores foram estudados por meio de observação direta de interações interespecíficas, durante sessões de mergulho. A época de reprodução dos peixes foi estudada acompanhando-se as migrações reprodutivas que as espécies reofilicas fazem pelos rios no início das chuvas, principalmente para as espécies de maior porte. Para as espécies reconhecidamente lacustres, o período de reprodução foi acompanhado por observação de mudança do padrão de cor e cuidado à prole. As coletas foram feitas com tarrafas, peneiras finas e, ocasionalmente, anzóis. As coletas no rio Piraputanga foram realizadas em três dias consecutivos, abrangendo várias fases do ciclo nictimeral. Os exemplares estão depositados nas coleções do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), do Museu de História Natural da Universidade Estadual de Campinas (ZUEC) e do Laboratório de Vertebrados do Departamento de Biologia e Zoologia, Instituto de Biociências da Universidade Federal do Estado de Mato Grosso (UFMT). No Pantanal existem registradas 263 espécies de peixes. No estudo de comunidades de peixes de um pequeno trecho do rio Piraputanga, registrei 74 espécies. Isto demonstrou que nesta área reduzida houve ocorrência de cerca de 30% do total de espécies existentes no Pantanal. Isto pode ser considerado não como um evento fortuito, mas sim como um ambiente com expressiva riqueza de espécies. A riqueza de peixes do Pantanal pode ser decorrência da rica variedade de ambientes, que propicia abrigo e alimentação. A composição trófica e de modos alimentares, nos conjuntos de peixes, pode variar desde predadores especializados a herbívoros generalistas. Numerosos tipos de interações alimentares ocorrem entre peixes do alto Pantanal, exemplificados por variados tipos morfológicos e modos de obter o alimento e explorar o ambiente, caracterizando peixes carnívoros (alguns Characidae, Pimelodidae, Cichlidae), herbívoros (um Anostomidae,

alguns Characidae, alguns Cichlidae), onívoros (Anostomidae, alguns Characidae) e detritívoros (Curimatidae, Prochilodontidae). Peixes, devido sua abundância local, são presas muito freqüentes em ambientes aquáticos do Pantanal. Por este motivo, possuem numerosas defesas antipredatórias. Mecanismos antipredatórios em peixes do Pantanal incluem defesa primária como Camuflagem (*Catoprion mento*, *Hoplias* cf. *malabaricus*, *Crenicichla* spp., *Astronotus ocellatus*, *Potamorhaphis eigenmanni*) e mimetismo (*Piaractus mesopotamicus* jovem, como suposto mímico de *Pygocentrus nattereri*; *Corydoras hastatus*, suposto mímico de *Serrapinnus* spp.; *Bujurquina vittata*, suposto mímico de *Satanoperca pappaterra*); e defesa secundária, como fuga (a maioria das espécies), intimidação (*Pimellodella gracilis*, *Satanoperca pappaterra*, *Astronotus ocellatus*) e retaliação (*Crenicichla lepidota*, *Cichlasoma dimerus*). Os mecanismos defensivos aqui descritos agem de forma conjunta e possivelmente diminuem a forte pressão de predação exercida por animais piscívoros no Pantanal. Os padrões reprodutivos dos peixes no Pantanal são definidos pela época das chuvas, que têm seu início no mês de outubro, para as espécies reofílicas como *Brycon hilarii*, *Piaractus mesopotamicus*, *Mylossoma* spp.. Os Erythrinidae, alguns Siluriformes menores, Cichlidae e Synbranchidae têm sua reprodução nos sistemas de lagoas, porém, existem espécies que têm seus processos reprodutivos desconhecidos, não quanto a época, mas quanto suas preferências ambientais e fisiologia. Alguns conjuntos de peixes podem ser destacados para o Pantanal, diurnos (*Pygocentrus nattereri* e *Serrasalmus* spp., *Mylossoma* spp., e diversos Cichlidae) e noturnos (*Pseudoplatystoma* spp., *Cynopotamus kincaidi* e *Roeboides descavadensis*, *Eigenmannia virescens* e *Rhamphichthys hahni*). No Pantanal, os peixes representam um papel de grande importância para a manutenção do sistema, inclusive como fonte de alimento para vários outros tipos de vertebrados, como é o caso de aves piscívoras que dependem dos peixes em todo o seu ciclo de vida.

Abstract

This study deals with the natural history of fish of the Pantanal, especially the feeding habits and means of defence against predators that these animals possess. The field studies were carried out in lagoons, 'vazantes' (drainage channels) and 'corixos' (lake outlets) that are found alongside the Transpantaneira Highway, in the Poconé region of the Pantanal, Mato Grosso (16° 30' S 56° 45' W) and in similar places of the Barão de Melgaço region of the Pantanal in the district of Saint Antonio de Leverger, Mato Grosso (16° 06' S, 55° 50' W). The field trips were successive and encompassed the three main periods of the Pantanal: the rainy season, the period of draining and the dry season. The data was collected from the month of September 1986 to May 1999, in a total of 1325 hours of field comments, of which about 70% was during the draining period, about 10% in the rainy season and 20% in the dry season. The habits of the fish were studied during sessions of natural observation during their feeding times (diurnal or nocturnal). The species of fish observed and their behavioural sequences were recorded in pencil on boards of white PVC. The underwater observations were carried out in locations where the water depth was between 0.5m and 1.7m, with a minimum of disturbance to the animals. The studied species of fish were divided into four large feeding categories: herbivores, carnivores, omnivores and detritivores. The means of finding food was divided into ten categories: rovers, waiter hunting, stealth hunting, scavenging, searching, skin-scraping, grazing, trimming/cutting, deep diving and deep searching. The food items were identified by sight by disarming them during the observation sessions or by examination in analyses of the stomach contents with the aid of a stereomicroscope and an optical microscope. The mechanisms of defence against predators were studied by means of direct observation of inter-species interaction, during diving sessions. The period of reproduction of the fish was studied by following the reproductive migrations that the rheophilic species perform in the rivers at the beginning of the rains, mainly for the larger species. For the recognisably lacustrine species, the reproduction period was observed through the change of their normal colours and during the care of the offspring. Collections were carried out using nets, fine sieves and, occasionally, hooks. The collections in the river Piraputanga were carried out during three consecutive days, encompassing several different phases of each 24 hour cycle. The samples are stored at the Museum of Zoology of the University of São Paulo (MZUSP), the Museum of Natural History of the State University of Campinas (ZUEC) and of the Laboratory of Vertebrates of the Department of Biology and Zoology, Institute of Bioscience of the Federal University of the State of Mato Grosso (UFMT). In the Pantanal there are 263 recorded species of fish. In the study of fish communities along a small stretch of the river Piraputanga, I registered 74 species. This demonstrated that in this reduced area there was an occurrence of about 30% of the total of existing species in the Pantanal. This can be considered not as a fortunate coincidence, but rather as proof of an environment with a substantial wealth of species. The wealth of fish in the Pantanal may be a result of the rich variety of environments, that provide shelter and food. The trophic composition and means of feeding, in the groups of fish, can vary from specialised predators to generalised herbivores. Numerous types of feeding interactions occur between fish of the high Pantanal, exemplified by the various morphology types and means of obtaining food and exploring the environment, characterising carnivorous fish (some

Characidae, Pimelodidae, Cichlidae), herbivores (a Anostomidae, some Characidae, some Cichlidae), omnivores (Anostomidae, some Characidae) and detritivores (Curimatidae, Prochilodontidae). Fish, due to their abundance, are frequent prey in the aquatic environments of the Pantanal. For this reason, they possess numerous anti-predatory defences. Anti-predatory mechanisms in fish of the Pantanal include primary defence such as camouflage (mento *Catoprion*, *Hoplias* cf. *malabaricus*, *Crenicichla* spp., *Astronotus ocellatus*, *Potamorhaphis eigenmanni*) and imitation (young *Piaractus mesopotamicus*, imitating *Pygocentrus nattereri*; *Corydoras hastatus* imitating *Serrapinnus* spp.; *Bujurquina vittata*, imitating *Satanoperca pappaterra*); and secondary defence such as escape (the majority of the species), intimidation (*Pimelodela gracilis*, *Satanoperca pappaterra*, *Astronotus ocellatus*) and retaliation (*Crenicichla lepidota*, *Cichlasoma dimerus*). The defensive mechanisms described here act in conjunction and possibly diminish the strong influence of the fish-eating predators in the Pantanal. The reproductive methods of the fish in the Pantanal are defined by the time of the rains, that begin in the month of October, for the rheophilic species such as *Brycon hilarii*, *Piaractus mesopotamicus*, *Mylossoma* spp.. The Erythrinidae, some lesser Siluriformes, Cichlidae and Synbranchidae reproduce in the system of lagoons. However, there are species whose reproductive processes are unknown, not in so far as the reproductive period is concerned, but in terms of how their preferred environments and their physiology. Some groups of fish stand out in the Pantanal, the diurnal (*Pygocentrus nattereri* and *Serrasalmus* spp., *Mylossoma* spp., and diverse Cichlidae) and the nocturnal (*Pseudoplatystoma* spp., *descalvadensis* *Cynopotamus kincaidi* and *Roeboides*, *Eigenmannia virescens* and *Rhamphichthys hahni*). In the Pantanal, the fish play a role of great importance for the maintenance of the system, and as a source of food for several other types of vertebrates, as is the case of fish-eating birds that depend on fish throughout the whole of their life cycle.

CONTEÚDO

1	INTRODUÇÃO	1
2	DESCRIÇÃO DA ÁREA DE ESTUDO	5
2.1	GEOLOGIA E GEOMORFOLOGIA DO PANTANAL	5
2.2	CLIMA E HIDROLOGIA	7
2.3	COBERTURA VEGETAL	9
2.4	LOCAIS DE ESTUDO	10
3	MATERIAL E MÉTODOS	13
4	RESULTADOS E DISCUSSÃO	18
4.1	RIQUEZA DE ESPÉCIES	18
4.2	HÁBITOS ALIMENTARES	23
4.2.1	Herbivoria	31
4.2.1.1	<i>Metynnis mola</i> e <i>M. maculatus</i>	31
4.2.1.2	<i>Myloplus levis</i>	33
4.2.1.3	<i>Mesonauta festivus</i>	33
4.2.1.4	<i>Rineloricaria</i> cf. <i>nigricauda</i> e <i>Loricariichthys platymetopon</i>	34
4.2.1.5	Exemplos de frugivoria	34
4.2.2	Carnivoria	36
4.2.2.1	<i>Potamotrygon motoro</i>	36
4.2.2.2	<i>Hoplias</i> cf. <i>malabaricus</i>	38
4.2.2.3	<i>Acestrorhynchus pantaneiro</i>	41
4.2.2.4	<i>Pygocentrus nattereri</i>	43
4.2.2.5	<i>Pseudoplatystoma corruscans</i>	46
4.2.2.6	<i>Pseudoplatystoma fasciatum</i>	48
4.2.2.7	<i>Astronotus ocellatus</i>	49
4.2.2.8	<i>Crenicichla lepidota</i>	50
4.2.2.9	<i>Satanoperca pappaterra</i>	51
4.2.2.10	<i>Potamorrhaphis eigenmanni</i>	52
4.2.3	Onivoria	54
4.2.3.1	<i>Piaractus mesopotamicus</i>	54
4.2.3.2	<i>Mylossoma paraguayensis</i> e <i>M. orbignianum</i>	55
4.2.3.3	<i>Brycon hilarii</i>	56
4.2.3.4	Outros exemplos de onivoria	56
4.2.4	Detritivoria	59
4.3	DEFESA CONTRA PREDADORES	60
4.4	ÉPOCA DE REPRODUÇÃO	72
4.5	CONJUNTOS DE PEIXES DO PANTANAL	75
5	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	84

1 Introdução

Em regiões tropicais, com comunidades ricas em espécies, há numerosas interações com elevado grau de complexidade, tanto em ambientes terrestres como em ambientes aquáticos (Pianka, 1978; Ricklefs, 1979). Esta riqueza de interações favorece estudos ecológicos e naturalísticos, gerando valiosas informações sobre o conhecimento do modo de vida dos organismos. Entre os vertebrados, os peixes são os que apresentam a maior riqueza de espécies, quase equivalente ao número aproximado de todas as espécies dos demais grupos (Bohlke *et al.*, 1978; Nelson, 1994, Vari & Malabarba, 1998).

Os peixes neotropicais compõem a ictiofauna mais diversificada e rica do mundo e apresenta complexas inter-relações entre as espécies componentes de uma dada comunidade (Lowe-McConnell, 1987). Entretanto, a mesma autora afirma que a maior parte das informações acerca de ecologia de peixes tropicais provém de estudos com espécies de interesse comercial.

Junk (1993) estima que cerca de 20% da paisagem da América Latina Tropical é periodicamente alagada ou encharcada. As grandes planícies com problemas de drenagem, tais como os Llanos baixos da Venezuela, os Llanos dos Morros da Bolívia, as savanas de Roraima e do Rupununi, a ilha do Bananal e o Pantanal, são inundadas durante a época chuvosa (Junk & Da Silva, 1996). Na Guiana Inglesa, na savana de Rupununi ocorrem vários grupos ecológicos de peixes que são influenciados por esse ciclo sazonal da água (Lowe-McConnell, 1964). Welcomme (1985) apresenta uma rica discussão sobre áreas alagáveis do mundo, incluindo as da América do Sul, na qual está bem indicada a sazonalidade do ambiente e a sua influência no modo de vida dos peixes.

Dos sistemas acima citados, o dos Llanos da Venezuela é o que melhor serve para uma comparação com o Pantanal. Mago-Leccia (1970) e Reid (1983) caracterizam aquele sistema por períodos de cheia, vazante e seca. Em ambos os trabalhos citados há informações sobre origem da ictiofauna, taxonomia, biologia e ecologia de algumas espécies. Mais recentemente, foram feitos diversos estudos sobre os peixes dos Llanos, enfocando a biologia e a história natural (principalmente hábitos alimentares) de numerosas espécies. Assim, Nico (1990) estudou a cronologia da alimentação de juvenis da piranha *Pygocentrus notatus*. Nico & Taphorn (1985) descreveram a dieta de *Acestrorhynchus microlepis* e Nico & Taphorn (1986; 1988) estudaram aspectos relacionados com a alimentação de espécies de piranhas. Em Winemiller (1989a), há discussão sobre a respiração de peixes, quando desenvolvem adaptações labiais para coleta de oxigênio na camada superficial da água em situações de anoxia. Também Winemiller (1989b) estudou a ontogenia da dieta e a partilha de recursos em peixes carnívoros, bem como descreveu o automimetismo no Cichlidae *Astronotus ocellatus* (Winemiller, 1990). Diversas informações sobre a ecologia e a alimentação de espécies de Characiformes dos Llanos podem ser encontradas em Taphorn (1992).

O Pantanal Mato-grossense é um ecossistema pouco estudado quanto aos seus peixes. Entretanto, um dos aspectos que favorecem estudos no Pantanal é a sazonalidade anual de suas águas, sendo bem característicos os períodos de cheia, vazante e seca (Da Silva, 1990), em cada uma destas épocas as espécies tendo padrões de distribuição diferentes nos vários ambientes, o que facilita a coleta de informações.

Dos estudos sobre biologia de peixes do Pantanal, podem ser citados os seguintes: Machado & Sazima (1983), sobre hematofagia de *Branchioica bertonii*; Machado (1983), sobre modos alimentares de quatro espécies de Cichlidae; Sazima & Caramaschi (1989), sobre modos alimentares de duas espécies de *Curimata*; Silva (1985), sobre alimentação de

Colosoma mitrei (= *Piaractus mesopotamicus*) e Sazima & Machado (1990), sobre modos alimentares de *Serrasalmus* spp. e *Pygocentrus nattereri*, além de adaptações defensivas de suas presas. Sazima & Machado (1982) e Sazima (1983) tratam de espécies que se alimentam de escamas e, recentemente, Sazima et al. (2000) apresentaram a história natural de *Scoloplax empousa*. Numa escala maior, Sazima (1986) compara modos alimentares de peixes de uma comunidade marinha com peixes de uma comunidade de uma lagoa do Pantanal. Beaumord & Petrere (1994) caracterizam as comunidades de peixes do rio Manso, um rio formador do Pantanal e Catella (1992) e Catella & Petrere (1998) abordaram a estrutura de comunidade e a alimentação de peixes de uma lagoa do Pantanal. O estudo sobre peixes do Pantanal que reuniu maior quantidade de informações, embora restrito a sistemática, é o de Britski et al. (1999).

Bohlke et al. (1978) afirmam que é muito importante acelerar o ritmo de estudos sobre peixes de água doce sul-americanos, em vista da rapidez com que os ambientes vêm sendo modificados, às vezes com alterações irreversíveis na fauna, por desequilíbrio ecológico e extinção. Por extensão, vejo como prementes os estudos sobre peixes pantaneiros.

O objetivo do presente estudo é fornecer uma visão geral sobre a história natural de peixes do Pantanal, incluindo hábitos alimentares (com maior destaque em modos de obtenção de alimento, especialmente carnívoria) e mecanismos de defesa contra predadores. Assim, procurei reunir informações acerca dos modos de vida dos peixes, concentrando a coleta de dados na época de vazante (período mais favorável à observação subaquática, cf. Sazima, 1986; Sazima & Machado, 1990), porém com algumas observações em outras épocas do ano, recolhendo informações no ambiente. Registrei em que fases do ciclo nictimeral os peixes apresentam atividade alimentar (diurna, crepuscular e noturna), os diversos modos de obter alimento, à parte do ambiente que exploram habitualmente. Tentei estabelecer alguns

padrões a partir das minhas informações originais, bem como com base na literatura sobre os peixes do Pantanal e outras regiões neotropicais, em especial os Llanos venezuelanos.

2 Descrição da Área de Estudo

2.1 Geologia e Geomorfologia do Pantanal

O Pantanal de Mato Grosso está situado na depressão do Alto Paraguai, estendendo-se entre o velho escudo cristalino do Brasil Central e as terras altas resultantes do recente evento geológico do soerguimento dos Andes (Junk *et al.*, no prelo). Estes mesmos autores citam que a principal fase de rebaixamento que resultou na depressão da planície inundada, está comumente relacionada ao último pulso de compressão dos Andes, durante o Plioceno superior e o Pleistoceno, há cerca de 2,5 milhões de anos. O Pantanal Mato-Grossense é conhecido como produto de leques e espraamentos quaternários, sobre os quais se formam feições de detalhes de morfologias fluviais e lacustres (Silva, 1986). O Pantanal é, na verdade, um mosaico de ecossistemas diferentes, que tiveram gênese distintas, fato que caracteriza a região como vários “pantanais” (Ab’Saber, 1988). Essa configuração levou Brown Junior (1986) a discutir várias características ambientais do Pantanal, tomando como base o seu clima fortemente sazonal.

O Pantanal está situado em um cinto circunglobal de instabilidade climática, entre 15° e 20° ao sul do Equador, onde as drásticas mudanças climáticas durante o Quaternário levaram a diferentes modelos de descarga do rio Paraguai e seus tributários e a diferentes padrões de erosão e sedimentação dentro do Pantanal (Junk *et al.*, no prelo). Um mosaico de formações geomorfológicas é o resultado de eventos climáticos passados e atuais (Jimenez-Rueda *et al.*, 1998).

Adámoli (1981) distingue no Pantanal 10 tipos de sub-unidades, ao passo que Alvarenga *et al.* (1984) aumentam essas unidades para 12, porém fica claro que existem morfo-fisionomias distintas, como já citado por Ab’Saber (1988). Por causa de sua grande

heterogeneidade geomorfológica, pesquisadores brasileiros usam a forma no plural: os pantanais; muitas dessas formações geomorfológicas sendo distinguidas por nomes locais específicos (Junk *et al.*, no prelo), como descritos abaixo.

Campos são áreas planas estacionalmente inundadas, cobertas por gramíneas, ciperáceas e outras herbáceas. Na fase seca, os campos também podem ser cobertos de arbustos e árvores isoladas, sendo por isto chamados de campo sujo. Um tipo específico de campo são os campos de murundus: pequenos montes de argila com alguns metros quadrados de área e de 1 a 2 metros de altura, acima do nível máximo da inundação. Os murundus são construídos por térmitas ou cupins (Isoptera), que acumulam partículas de argila e são cobertos com vegetação de cerrado, a exemplo de *Curatella americana* (Dilleniaceae) e *Andira cuyabensis* (Leguminosae) (Nunes da Cunha, 1990). Os campos são drenados por um sistema de canais estacionais rasos (p. ex. landí, vazante e corixo) com diferentes tipos de cobertura vegetal.

No Pantanal, muitas unidades de paisagens surgem acima do nível máximo de inundação (Junk *et al.*, no prelo). Os mesmos autores descrevem capões como áreas de florestas elevadas, de formato alongado ou arredondado, que ocorrem no campo sazonal inundado, elevando-se a 1 metro acima do nível médio de inundação. São vestígios de "paleo-levees" e são compostos por solo arenosos. Cordilheiras são vestígios de "paleo-levees", de vários quilômetros de comprimento, 100 metros de largura, elevando-se a cerca de 1 metro acima do nível médio de inundação; são cobertos por florestas de cerrado ou semidecíduas, com *Bromelia balansae* (Bromeliaceae) no chão, indicando condições terrestres permanentes (Nunes da Cunha, 1990).

Diques Marginais são "levees" formados pela deposição de sedimentos recentes ao longo do rio principal, com a parte mais alta acima do nível médio de inundação e cobertos

por espécies de árvores que pertencem à floresta decídua e semidecídua do cerrado (Junk *et al.*, no prelo). Inselbergs são pequenos montes isolados na planície inundável que pertencem às montanhas em volta do Pantanal e são cobertos pela vegetação de cerrado ou de floresta (Junk *et al.*, no prelo). Aterros são chamados também de capão de aterro ou aterro de bugre, sendo locais elevados, construídos por assentamentos indígenas no período pré-colonial, para proteção durante o período anual de cheia (Junk *et al.*, no prelo).

Os corpos de água perenes no Pantanal são chamados de lagoas ou baías de água doce e periodicamente conectados com os rios principais. Salinas são lagos com níveis estáveis de água, isoladas do rio e alimentadas por água de chuva e do lençol freático. Longos períodos de isolamento levaram a um aumento da salinidade, que afeta a composição de espécies de plantas e animais (Abdon *et al.*, 1998). Os brejos do Pantanal estão situados no status de transição entre áreas aquáticas permanentes e secas periódicas, sendo depressões úmidas, cobertas por plantas herbáceas palustres (Junk *et al.*, no prelo).

2.2 Clima e Hidrologia

O clima do Pantanal é quente e semi-árido, com uma estação seca pronunciada de maio a setembro e uma estação chuvosa de outubro a abril, com médias mensais de temperatura variando entre 27,4°C e 21,4°C, no mês de julho, nas proximidades da cidade de Cuiabá, podendo curtas entradas de massas de ar polar no inverno fazer com que a temperatura caia até 0°C (Junk *et al.*, no prelo). A precipitação anual decresce de 1.250mm, ao norte da cidade de Cáceres, para 1.089mm na região sul, perto da cidade de Corumbá, ocorrem períodos de ciclos plurianuais pronunciados de secas e enchentes severas no

Pantanal, com conseqüências drásticas para as populações de plantas e animais e fazendas de gado (Valverde, 1972; Adámoli, 1986a; Antunes, 1986; Tarifa, 1986). Ciclos de precipitação plurianual são mais bem evidenciados no extremo sul do Pantanal, porque diferenças nas chuvas locais são contidas pelo sistema (Junk *et al.*, no prelo).

A evaporação ultrapassa a precipitação durante 6 a 12 meses por ano. A média mensal da umidade do ar varia, no norte do Pantanal: 84% (durante a estação de chuva) de dezembro a março, caindo abaixo de 60% entre junho/julho, durante o final da estação seca (Tarifa, 1986). Devido à alta taxa de evaporação real, de 1.100 a 1.300mm (Alfonsi & Camargo, 1986; Ponce 1995), a grande quantidade de água transportada pelo rio Paraguai e seus tributários retorna para a atmosfera. A evaporação reduz o calor e diminui a aridez, tendo a área inundada importância primordial para o desenvolvimento do clima regional (Junk *et al.*, no prelo).

A descarga dos rios varia entre a estação chuvosa e a seca (Junk *et al.*, no prelo). Por causa do pequeno declive da área, de 2 a 3cm/km na direção norte-sul e 5 a 25cm/km na direção leste-oeste (Alvarenga *et al.*, 1984; Carvalho, 1986), a água necessita de 3 a 4 meses para atravessar a planície inundável e alcançar a cidade de Ladário, próximo à cidade de Corumbá, com as curvas das chuvas e da inundação coincidindo na parte norte e divergindo na parte sul do Pantanal (Junk *et al.*, no prelo). Desta forma, há grandes diferenças regionais nas descargas e intensidade das inundações dos tributários principais do rio Paraguai (Hamilton *et al.*, 1996). Para o rio Paraguai na sua parte baixa, em Ladário, o Pantanal atua como um sistema hidrológico de contenção (Junk *et al.*, no prelo).

Níveis de inundação no Pantanal variam de poucos centímetros a aproximadamente 5 metros (Junk *et al.*, no prelo). Adámoli (1986b) divide o Pantanal de acordo com a altura da inundação: no alto Pantanal, no norte, as inundações são rasas e duram 2 a 3 meses; no médio

Pantanal a inundaç o ocorre por 3 a 4 meses e no baixo Pantanal, no sul, a inundaç o   mais completa e com ambientes mais profundos por 4 a 5 meses. No sul do Pantanal o retardamento da inundaç o do rio Paraguai atua como captador de  gua para alguns tribut rios e sobrep e regionalmente o padr o de inundaç o (Silva & Kux, 1992).

2.3 Cobertura Vegetal

A vegeta o do Pantanal apresenta uma grande variedade de comunidades de plantas, ainda que o total de esp cies n o seja extraordinariamente alto e o grau de endemismo muito baixo (Junk *et al.*, no prelo). Nunes da Cunha (1998) cita aproximadamente 250 esp cies de  rvores e Schessl (1996), aproximadamente 650 de plantas herb ceas para o Pantanal de Pocon . Pott & Pott (1994; 1997) registraram cerca de 1.700 esp cies de plantas e listaram 242 esp cies de gram neas e outras herb ceas da  rea inund vel. A lista de esp cies de plantas para o Pantanal n o est  concluída (Junk *et al.*, no prelo).

Segundo Pott & Pott (1996), 1.863 esp cies, correspondendo acerca de 95% das plantas superiores do Pantanal, est o identificadas em n vel de esp cie. Junk *et al.* (no prelo) indicam um total aproximado de 2.000 esp cies de plantas superiores no Pantanal.   prov vel que a mudan a estacional entre a pronunciada fase terrestre e aqu tica represente forte estresse para todos os tipos de organismos e que o fogo durante a esta o seca torna-se um fator adicional de estresse natural.

De acordo com o Projeto Radam Brasil (1982), Mato Grosso do Sul (1990), Nunes da Cunha *et al.* (1996) e PCBAP (1997), as maiores unidades de vegeta o do Pantanal de Mato Grosso podem ser caracterizadas pelos seguintes tipos de fisionomias: o cerrado, de

composição heterogênea (cerradão, campo cerrado, cerrado aberto, parque cerrado e campo); savana chaquenha (savana estépica florestada, mata chaquenha, savana estépica arborizada, chaco, savana estépica parque, carandazal, savana estépica gramíneo-lenhosa, campo limpo e campo sujo); floresta estacional semidecidual (nas cordilheiras); floresta estacional decidual, floresta tropical caducifólia; sistemas de transição ou áreas de tensão ecológica (ecótonos) e batumes (vegetação aquática flutuante).

2.4 Locais de Estudo

Os estudos de campo foram feitos em lagoas, vazantes e corixos que ladeiam a Rodovia Transpantaneira, no “Pantanal de Poconé”, Município de Poconé, Mato Grosso (c. 16° 30' S 56° 45' W) e em locais semelhantes do “Pantanal de Barão de Melgaço”, Município de Santo Antônio de Leverger, Mato Grosso (c. 16° 06' S, 55° 50' W). Nesses locais, no período de cheia e de vazante, as lagoas ficam com águas claras e transparentes, pouco profundas e com muita vegetação aquática distribuída no seu interior; na época de seca, as lagoas ficam muito barrentas e onde concentram muitos animais predadores de peixes (principalmente jacarés e aves) (Fig. 1). Um estudo amostral foi realizado em um trecho do rio Piraputanga, na Fazenda Ipiranga, Pantanal de Poconé. No local o leito é todo vegetado por macrófitas e com as características dos ambientes anteriormente descritos.

Uma visão mais ampla sobre os ambientes pantaneiros pode ser encontrada nos seguintes trabalhos: Prance & Schaller (1982) e Nunes da Cunha (1990) sobre formações vegetais; Schaller & Crawshaw (1982) sobre jacarés, nos quais há ilustrações de lagoas no período de seca; Machado (1983), Sazima (1986) e Sazima & Machado (1990) sobre peixes,

descrevendo ambientes aquáticos de vazante; Menezes (1988) numa resenha sobre o Pantanal; Da Silva (1990), descrevendo maneiras como populações tradicionais usam os recursos do pantanal em função das variáveis ambientais. Além desses, Strüssmann (1992) e Strüssmann & Sazima (1993) estudam comunidades de serpentes do Pantanal, descrevendo os ambientes ocupados por estes animais, e em Sucksdorff (1985) há informações e ilustrações que, juntamente com as anteriores, são úteis para dar uma idéia da complexidade do Pantanal.

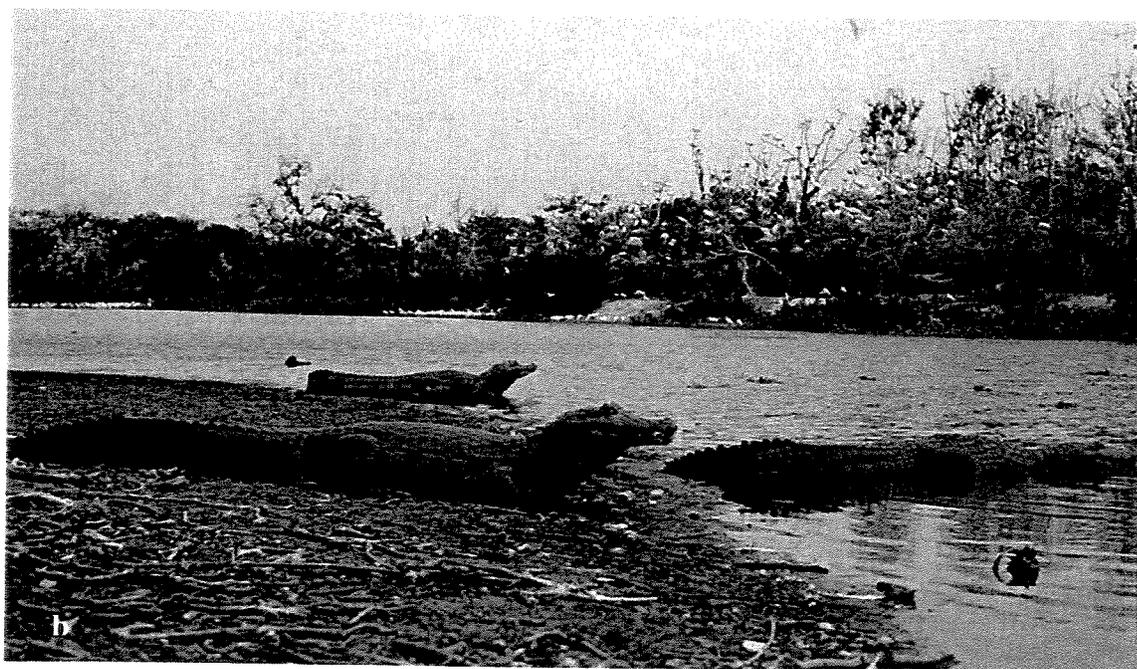
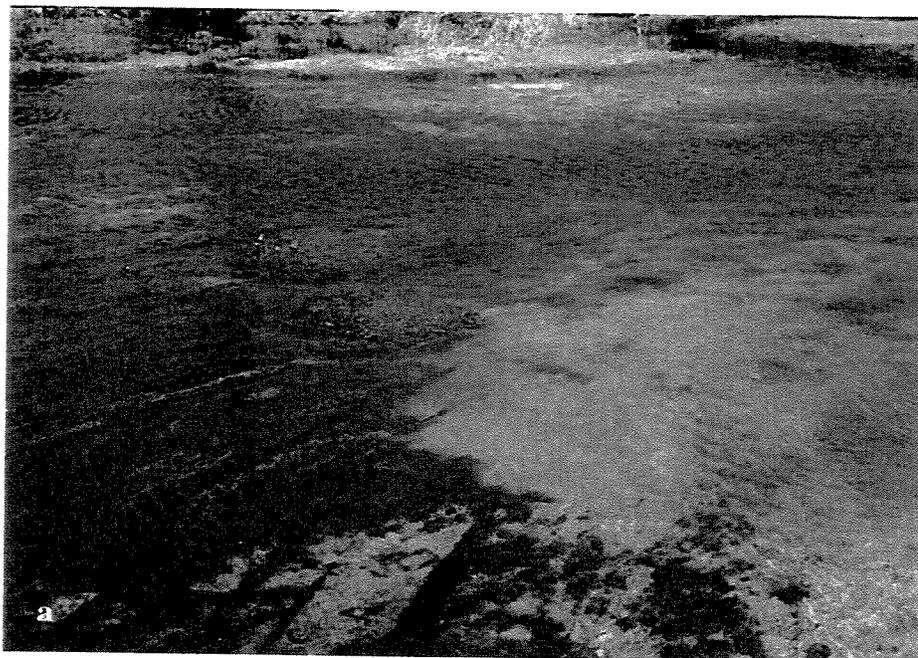


Fig. 1 - a- Ambiente de águas cristalinas, com excelente grau de visibilidade, comum nos períodos de cheia e vazante; b- ambiente de águas barrentas, comum na época de seca, note a grande quantidade de jacarés e aves que aproveitam da concentração de peixes que existem nesses ambientes para deles de alimentarem.

3 Material e Métodos

As viagens ao campo foram sucessivas e abrangeram os três períodos hidrológicos principais do Pantanal: cheia, vazante e seca, porém com maior concentração na época de vazante (principalmente porque na seca não é possível realizar o acompanhamento direto das atividades dos peixes no ambiente) e na cheia, quando é maior a dispersão das espécies. Os dados foram colhidos a partir do mês de setembro de 1986 até maio de 1999, num total de 1325 horas de observações de campo, das quais cerca de 70% no período de vazante, 10% no período de cheia e 20% no período de seca (Fig. 1). A maior quantidade de horas no período de vazante deve-se as melhores condições para observação direta no ambiente, com boas condições de transparência da água (Fig. 1) e a maior aglomeração das espécies estudadas e/ou observadas (Fig. 2).

Os hábitos dos peixes foram estudados em sessões de observações naturalísticas (cf. Lehner, 1979), acompanhando os animais nos seus horários de atividade alimentar (diurna ou noturna). As observações foram diretas no ambiente, estando o observador fora da água, ou mergulhando e equipado com máscara de mergulho, nadadeiras e tubo de respirar (“snorkeling”, cf. Potts, 1983; Sazima, 1986 e; Sazima & Machado, 1990). À noite, as observações foram feitas à luz de lanternas comuns ou subaquáticas (Sazima, 1988, Sabino & Castro, 1990 e Sazima & Machado, 1990). As espécies de peixes observadas e suas seqüências comportamentais foram registradas em placas de PVC branco, a lápis (Sabino & Castro, 1990; e Sazima & Machado, 1990), ou fotografadas (Sazima & Machado, 1990). Adicionalmente, foram feitos desenhos esquemáticos (cf. Buck, 1994). As observações subaquáticas foram feitas em locais com profundidade de 0,5 a 1.7m, com um mínimo de

perturbação aos animais, como descrito por Sazima (1986 e 1988) e Sazima & Machado (1990).

As espécies de peixes estudadas foram divididas em quatro grandes categorias alimentares: **herbívoras**, que se alimentam essencialmente de itens de origem vegetal; **carnívoras**, que consomem principalmente itens de origem animal; **onívoras**, que se alimentam de itens de origem vegetal e animal; e **detritívoras**, que ingerem matéria orgânica particulada e/ou em decomposição. O modo de forragear foi dividido em dez categorias, de acordo com o tipo de procura de alimento, aqui apresentado em ordem alfabética: **andarilho**, vaga pela área à procura de presas; **caçador de espera** aguarda a presa passar ao seu alcance, abrigado ou não; **caçador sorrateiro** aproxima-se da sua presa parcialmente escondido ou com deslocamento pouco evidente; **catador** seleciona o alimento aparentemente com auxílio da visão; **fossador** escava e revolve o substrato, geralmente produzindo pequenas escavações localizadas; **raspador de pele** raspa muco sobre o tegumento de outros peixes; **pastador** raspa ou retira algas e macrófitas juntamente com pequenas porções do substrato; **podador** corta porções de algas ou macrófitas; **revolvedor de fundo** perturba o substrato em escala maior que o fossador, produzindo escavações menos regulares; **sondador de fundo** procura suas presas parcialmente enterrado no substrato.

Os itens alimentares foram identificados à vista desarmada durante as sessões de observação ou examinados em análises do conteúdo estomacal com o auxílio de estereomicroscópio e microscópio óptico comum em laboratório, dissecando o peixe e examinando o seu tubo digestivo, principalmente os itens contidos no estômago (menos digeridos que no intestino) (cf. Hynes, 1950; Zavala-Camin, 1996). Este procedimento permitiu relacionar o tipo de alimento ingerido com o modo pelo qual o peixe explora o ambiente e obtém seu alimento.

Os mecanismos de defesa contra predadores foram estudados conforme os métodos naturalísticos já citados para os estudos de hábitos alimentares. As observações foram feitas sobre predadores reconhecidamente piscívoros (peixes e aves, principalmente). Desta forma, também foram constatados ou inferidos os tipos ou os modos de defesa pelos quais as presas burlam ou escapam destes predadores, agrupando estes modos em categorias de defesa primária, aquela que está presente na presa mesmo na ausência do predador, como: anacorese, camuflagem, mimetismo e coloração de advertência, e secundária, aquela em que é necessário que haja algum contato da presa com o predador, visual, tátil ou químico, como: fuga, intimidação, retaliação e tanatose, dentre outros (cf. Edmunds, 1974).

A época de reprodução dos peixes foi estudada acompanhando-se as migrações reprodutivas que as espécies reofílicas fazem pelos rios no início da estação chuvosa, principalmente para as espécies de maior porte. Para as espécies reconhecidamente lacustres, o período de reprodução foi acompanhado por observação de mudança do padrão de cor e cuidado à prole (espécies de Cichlidae), ou presença de ovos aderidos ao corpo (espécies de Loricariidae). Adicionalmente, foram obtidas informações sobre reprodução de peixes pantaneiros nos estudos de Ferraz de Lima (1981a, 1981b).

Espécimes-testemunho foram coletados e fixados em formalina a 10% e posteriormente conservados em álcool a 70%. Houve casos em que foi possível a coleta do indivíduo ou dos indivíduos envolvidos numa sessão ou seqüência de sessões de observação. As coletas foram feitas com tarrafas, peneiras finas e, ocasionalmente, anzóis. Em cada ocasião as coletas foram realizadas em três dias consecutivos, abrangendo várias fases do ciclo nictimeral. O estudo no rio Piraputanga foi realizado com o mesmo procedimento. Os exemplares estão depositados nas coleções do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), do Museu de História Natural da Universidade Estadual de Campinas

(ZUEC) e do Laboratório de Vertebrados do Departamento de Biologia e Zoologia, Instituto de Biociências da Universidade Federal do Estado de Mato Grosso (UFMT).

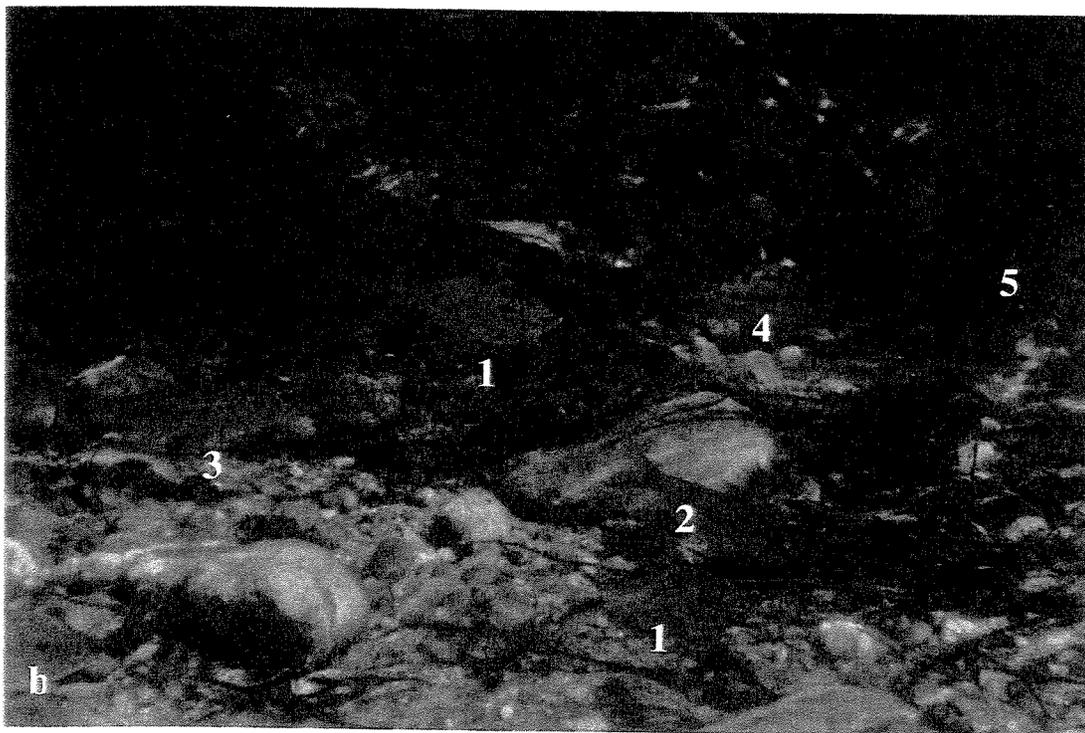
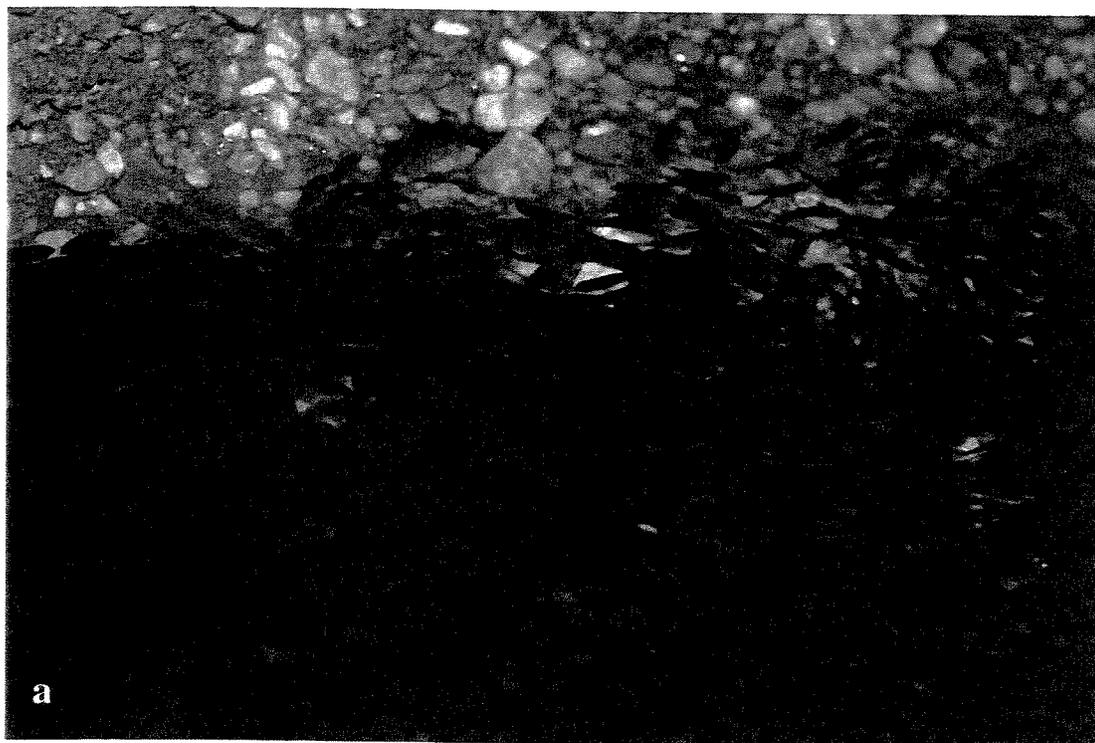


Fig. 2 - Concentração de peixes de pequeno porte em ambientes aquáticos do Pantanal na época de vazante; a- Vista superior: nesse tipo de concentração é comum se associarem pequenas espécies de Characiformes, Siluriformes e Cichlidae; b- Vista subaquática : cinco espécies de peixes em atividade alimentar, 1- *Astyanax bimaculatus*, 2- *Cyphocharax gillii*, 3- *Acestrorhynchus pantaneiro*, 4- *Satanoperca pappaterra*, 5- *Crenicichla lepidota*.

4 Resultados e Discussão

4.1 Riqueza de espécies

Estão registradas 263 espécies de peixes para o Pantanal, sendo 109 de Characiformes, 105 de Siluriformes, 12 de Gymnotiformes, 16 de Cichlidae, 11 de Cyprinodontiformes e 11 de espécies pertencentes a outros grupos (Britski et al., 1999). Sazima (1986) afirma ser possível observar, numa mesma lagoa de pequenas proporções, cerca de 60 espécies de peixes, em 16 famílias e 5 ordens. Por várias vezes pude confirmar as observações feitas por Sazima (1986), assim como também pude constatar o mesmo fato para outros ambientes aquáticos como corixos, vazantes ou uma parte de uma lagoa maior. Recentemente, registrei 74 espécies de peixe em um pequeno trecho do rio Piraputanga (afluente sazonal do rio Bento Gomes, em sua área de transbordamento). As coletas, feitas durante um estudo de comunidades de peixes na época de vazante, indicam uma elevada riqueza de espécies (Tabela I) numa área reduzida (cerca de 30m²). Essas coletas representam cerca de 30% do total de espécies existentes no Pantanal.

Tabela I - Espécies de peixes registradas em um trecho do rio Piraputanga, Pantanal de Poconé, em maio de 1998 e a fase do ciclo nictimeral em que habitualmente apresentam atividade alimentar.

Ordem	Família	Espécie	Atividade alimentar		
Rajiformes	Potamotrygonidae	<i>Potamotrygon motoro</i>	diurna (às vezes noturna)		
Characiformes	Characidae	<i>Brycon hilarii</i>	diurna		
		<i>Triportheus nematurus</i>	diurna		
		<i>Moenkhausia intermedia</i>	diurna		
		<i>Bryconops melanurus</i>	diurna		
		<i>Astyanax abramis</i>	diurna		
		<i>Hemigrammus ulreyi</i>	diurna		
		<i>Hyphessobrycon eques</i>	diurna		
		<i>Aphyocharax paraguayensis</i>	diurna		
		<i>Aphyocharax anisitsi</i>	diurna		
		<i>Serrapinnus calliurus</i>	diurna		
		<i>Acestrorhynchus pantaneiro</i>	diurna (raramente noturna)		
		<i>Poptella paraguayensis</i>	diurna		
		<i>Catoprion cf. mento</i>	diurna		
		<i>Myloplus levis</i>	diurna		
		<i>Metynnis mola</i>	diurna		
		<i>Phenacogaster tegatus</i>	crepuscular		
		<i>Serrasalmus spilopleura</i>	diurna		
		<i>Serrasalmus marginatus</i>	diurna		
		<i>Pygocentrus nattereri</i>	diurna		
		<i>Gymnocorymbus ternetzi</i>	crepuscular e noturna		
		<i>Cynopotamus kincaidi</i>	noturna		
		<i>Roeboides paranensis</i>	crepuscular e noturna		
			Crenuchidae	<i>Characidium aff. zebra</i>	diurna
				<i>Characidium lateralis</i>	diurna
			Curimatidae	<i>Curimatopsis myersi</i>	diurna
				<i>Curimatella dorsalis</i>	diurna
		<i>Cyphocharax gilli</i>	diurna		
		<i>Steindachnerina brevipinna</i>	diurna		

	Anostomidae	<i>Leporinus lacustris</i>	diurna
		<i>Leporinus obtusidens</i>	diurna
		<i>Leporinus macrocephalus</i>	diurna
		<i>Schizodon borelli</i>	diurna
	Lebiasinidae	<i>Pyrrhulina australis</i>	diurna
	Erythrinidae	<i>Hoplias cf. malabaricus</i>	crepuscular e noturna
Gymnotiformes	Rhamphichthyidae	<i>Rhamphichthys hahni</i>	noturna
	Gymnotidae	<i>Gymnotus aff. carapo</i>	noturna
	Sternopygidae	<i>Eigenmannia virescens</i>	noturna
	Hypopomidae	<i>Brachyhypopomus</i> sp.	noturna
Siluriformes	Auchenipteridae	<i>Entomocorus benjamini</i>	noturna
		<i>Parauchenipterus striatulus</i>	noturna
	Pimelodidae	<i>Rhamdia</i> sp.	noturna
		<i>Pimelodella gracilis</i>	noturna
		<i>Pseudoplatystoma fasciatum</i>	crepuscular e noturna
	Trichomycteridae	<i>Ituglanis eichorniarium</i>	noturna
		<i>Ochmacanthus batrachostoma</i>	noturna
	Scoloplacidae	<i>Scoloplax empousa</i>	noturna
	Callichthyidae	<i>Hoplosternum littorale</i>	noturna
		<i>Brochis splendens</i>	diurna
		<i>Corydoras aurofrenatus</i>	diurna
		<i>Corydoras hastatus</i>	diurna
		<i>Corydoras polystictus</i>	diurna

	Loricariidae	<i>Rineloricaria cf. nigricauda</i>	noturna
		<i>Loricariichthys platymetopon</i>	noturna
		<i>Hypostomus</i> sp 1	noturna
		<i>Hypostomus</i> sp 2	noturna
Cyprinodontiformes	Poeciliidae	<i>Pamphorichthys hasemani</i>	diurna
	Rivulidae	<i>Rivulus punctatus</i>	diurna
		<i>Trigonectes balzanii</i>	diurna
Beloniformes	Belonidae	<i>Potamorrhaphis eigenmanni</i>	diurna
Perciformes	Cichlidae	<i>Apistogramma commbrae</i>	diurna
		<i>Apistogramma borelli</i>	diurna
		<i>Gymnogeophagus balzanii</i>	diurna
		<i>Satanoperca pappaterra</i>	diurna
		<i>Crenicichla lepidota</i>	diurna
		<i>Crenicichla vittata</i>	diurna
		<i>Crenicichla semifasciata</i>	crepuscular
		<i>Bujurquina vittata</i>	diurna
		<i>Laetacara dorsigera</i>	diurna
		<i>Astronotus ocellatus</i>	diurna
		<i>Chaetobranchopsis australis</i>	diurna
		<i>Mesonauta festivus</i>	diurna
		<i>Cichlasoma dimerus</i>	diurna
Synbranchiformes	Synbranchidae	<i>Synbranchus marmoratus</i>	noturna

O registro das 74 espécies de peixes aqui apresentadas não é um evento fortuito. A riqueza de espécies é comparável à registrada por Catella (1992), que capturou 80 espécies de peixes, distribuídas em 22 famílias, numa lagoa no sul do Pantanal. Catella (1992) afirma, ainda, que é uma expressiva riqueza de espécies, considerando-se que a área da lagoa por ele estudada (10,38 ha) representa somente 0,000074% da área do Pantanal, que estimou em 140.000 km². Em estudo semelhante ao de Catella (1992), sobre a caracterização de comunidades de peixes de região de cabeceira do rio Manso, um afluente do rio Cuiabá, um dos principais formadores do Pantanal, Beaumord & Petrere (1994) também registraram 80 espécies de peixes, distribuídas principalmente entre as ordens Characiformes, Siluriformes, Perciformes e Rajiformes, tendo as famílias Characidae e Pimelodidae como as dominantes em número de espécies.

Lowe-McConnell (1987) afirmou que a ictiofauna dos pântanos da região do Chaco Paraguai é considerada variada, porém jamais rica. É provável que esta afirmação seja válida somente para aquela região no Paraguai e que estudos atuais e mais apurados sobre sistemática para o Pantanal Mato-Grossense poderão comprovar exatamente o contrário, pois Britski et al. (1999) argumentam que se forem aumentadas as coletas nas vertentes de cabeceiras do Pantanal, o número de espécies da região aumentará substancialmente.

Winemiller (1992) afirma que, como muitos outros grupos taxonômicos, os peixes de água doce demonstram um forte gradiente latitudinal em riqueza de espécies, com a maior diversidade ocorrendo nos neotrópicos. Lowe-McConnell (1975) já havia demonstrado este fato quando contou mais de 1300 espécies de peixes de água doce na Bacia do rio Amazonas, comparando esta riqueza com 192 espécies de toda a Europa. Desde aquela época, novas descobertas mais que dobraram a maioria das estimativas de peixes para a América do Sul, ao passo que o registro das espécies européias permanece essencialmente o mesmo (Winemiller,

1992). Desta perspectiva, as 263 espécies registradas no Pantanal (Britski et al., 1999), considerando ser uma pequena área da América do Sul, podem representar uma ictiofauna rica.

A riqueza de espécies no Pantanal pode ser decorrência da grande variedade de ambientes, que propicia abrigo e alimentação para as diferentes espécies de peixes (cf. Sazima, 1986 e Sazima & Machado, 1990; presente estudo). Na maior parte do ano, flutuações sazonais do nível da água resultam num complexo sistema de poças e canais temporários, que, juntamente com os rios e lagoas permanentes, abrigam uma rica fauna aquática (Menezes, 1988). Alta produtividade (Da Silva, 1990; Pinto-Silva, 1991) permite que diversas espécies, herbívoras e forrageiras, mantenham populações com grande número de indivíduos em áreas restritas. Exemplos típicos disso são os sagüirus, *Steindachnerina brevipinna* e *Cyphocharax gillii* (Curimatidae), e lambari *Astyanax abramis* (Characidae: Tetragonopterinae), como constatado para uma lagoa sul mato-grossense por Catella (1992) e um rio do Pantanal por Beaumord & Petrere (1994).

4.2 Hábitos alimentares

A composição trófica e de modos alimentares, nos conjuntos de peixes do Pantanal, podem variar desde predadores especializados, como o lepidófago *Roeboides prognathus* (Sazima & Machado, 1982), a herbívoros generalistas, como o pacu-peva *Metynnis maculatus* (Sazima, 1986). Numerosos tipos de interações alimentares ocorrem entre peixes do alto Pantanal, exemplificados por variados tipos morfológicos (Fig. 3) e modos de como obtém seus alimentos e exploram o ambiente (cf. Sazima, 1986; Sazima & Machado, 1990),

caracterizando peixes carnívoros, herbívoros, onívoros e detritívoros (Catella, 1992; Catella & Petrere, 1998; Beaumord & Petrere, 1994; presente estudo).

Os peixes do Pantanal apresentam diversos tipos de dietas, como exemplificados nos trabalhos de Machado (1983), Silva (1985), Sazima (1986), Machado & Biondi (1987), Miranda Filho (1986), Penha & Silva (1988), Conceição (1988), Sazima & Caramaschi (1989), Sazima & Machado (1990), Silva (1990), Catella (1992), Catella & Petrere (1998), Beaumord & Petrere (1994). A estes, com o presente estudo, acrescento outras espécies comentando sobre seus hábitos alimentares, seus ambientes preferenciais, hábitos gerais e modo de procurar o alimento. A Tabela II, peixes diurnos e a Tabela III, peixes crepusculares e noturnos, apresentam as principais categorias de dietas, itens alimentares e os principais modos de forragear de espécies de peixes do rio Piraputanga, um rio temporário do Pantanal.

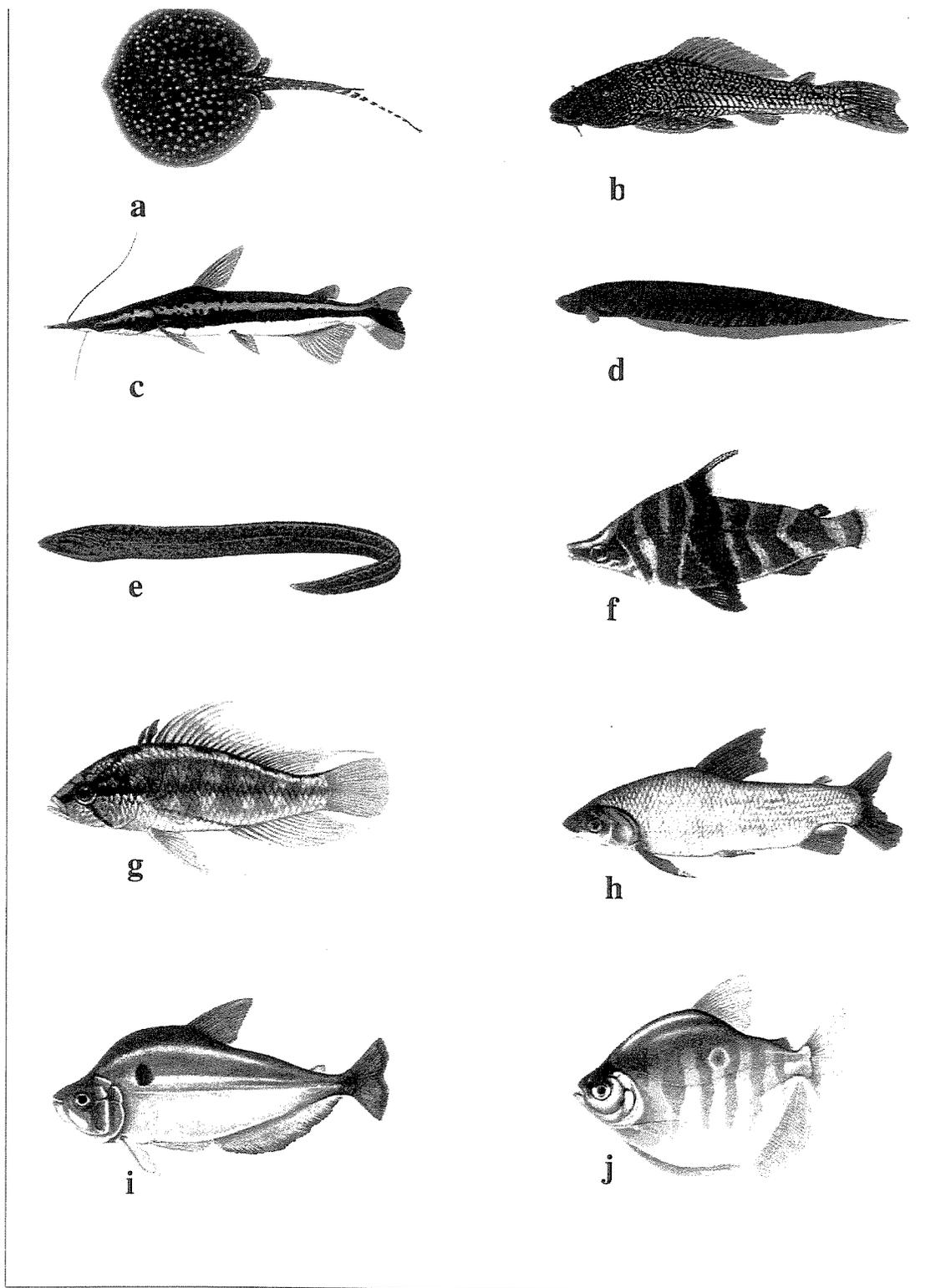


Fig. 3 - Padrões morfológicos de algumas espécies de peixes do Pantanal: a- *Potamotrygon falkneri*; b- *Liposarcus anisitsi*; c- *Sorubim* cf. *lima*; d- *Gymnotus* cf. *carapo*; e- *Synbranchus marmoratus*; f- *Abramites hypselonotus*; g- *Apistogramma trifasciata*; h- *Prochilodus lineatus*; i- *Roeboides bonariensis*; j- *Mylossoma paraguayensis* (modificado de Britski et al., 1999).

Tabela II. - Peixes diurnos do rio Piraputanga, Mato Grosso: Amplitude de comprimento total (CT), dieta, principais itens alimentares e modo principal de forragear. Arranjo taxonômico de acordo com Britski et al. (1999).

Família/Espécie	Amplitude de Comprimento (cm, CT)	Dieta e principais itens alimentares	Tática de forrageio
Potamotrygonidae			
<i>Potamotrygon motoro</i>	45,0-52,0	zoobentívoro (crustáceos, moluscos)	revolvedor de fundo
Curimatidae			
<i>Curimatopsis myersi</i>	2,5 - 3,5	detritívoro (detritos de plantas)	fossador
<i>Curimatella dorsalis</i>	7,0 -8,0	detritívoro (detritos de plantas)	fossador
<i>Cyphocharax gilli</i>	6,5 -8,9	herbívoros (algas), detritívoro (detritos de plantas).	pastador, fossador
<i>Steindachnerina brevipinna</i>	6,5 -8,7	herbívoros (algas), detritívoro (detritos de plantas)	pastador, fossador
Anostomidae			
<i>Leporinus lacustris</i>	7,3 -13,0	onívoro (macrófitas, insetos)	catador de fundo
<i>Leporinus obtusidens</i>	18,0 -21,0	onívoro (macrófitas, insetos)	catador de fundo
<i>Leporinus macrocephalus</i>	10,5 -23,0	onívoro (macrófitas, crustáceos)	catador de fundo
<i>Schizodon borelli</i>	8,1 -13,0	herbívoros (macrófitas)	podador
Lebiasinidae			
<i>Pyrrhulina australis</i>	2,3 -4,0	onívoro (insetos, algas)	catador de superfície
Characidae			
<i>Brycon hilarii</i>	11,0 -20,0	onívoro (insetos, sementes)	catador de superfície
<i>Gymnocorymbus ternetzi</i> ¹	3,3 -7,0	microcarnívoro (insetos)	catador
<i>Triportheus nematurus</i>	9,0 -12,0	onívoro (insetos, sementes)	catador de superfície
<i>Moenkhausia intermedia</i>	3,8 -5,0	onívoro (insetos, sementes)	catador de superfície
<i>Bryconops melanurus</i>	7,5 -10,0	onívoro (insetos, sementes)	catador de superfície
<i>Astyanax abramis</i>	4,5 -6,5	onívoro (insetos, algas)	catador

<i>Hemigrammus ulreyi</i>	1,7 -1,9	onívoro (detritos, insetos)	catador
<i>Hyphessobrycon eques</i>	2,0 -3,0	microcarnívoro invertívoro (insetos)	catador
<i>Aphyocharax paraguayensis</i>	1,9 -2,5	onívoro (insetos, algas)	catador
<i>Aphyocharax anisitsi</i>	2,3 -3,5	onívoro (insetos, algas)	catador
<i>Serrapinnus calliurus</i>	2,0 -3,6	onívoro (insetos, algas)	catador
<i>Acestrorhynchus pantaneiro</i>	9,0 -18,0	carnívoro (peixes)	andarilho, caçador de espera
<i>Poptella paraguayensis</i>	3,1 -4,5	microcarnívoro (insetos)	catador de superfície
<i>Catoprion cf. mento</i>	4,2 -7,5	lepidófago (escamas de peixes)	caçador sorrateiro e de espera
<i>Myloplus levis</i>	7,5 -12,0	herbívoro (macrófitas, algas)	podador
<i>Metynnis mola</i>	4,0 -6,5	herbívoro (macrófitas, algas)	podador
<i>Serrasalmus spilopleura</i> ¹	3,5 -9,5	carnívoro (peixes, insetos)	caçador sorrateiro e de espera, catador
<i>Serrasalmus marginatus</i>	4,5 -6,8	carnívoro (peixes, insetos)	caçador sorrateiro, catador
<i>Pygocentrus nattereri</i> ¹	13,0 -18,7	carnívoro (peixes, insetos)	caçador sorrateiro, catador
Crenuchidae			
<i>Characidium cf. zebra</i>	2,1 -3,4	microcarnívoro (insetos)	caçador de espera
<i>Characidium lateralis</i>	1,8 -2,3	microcarnívoro (insetos)	caçador de espera
Callichthyidae			
<i>Brochis splendens</i>	5,3 -8,0	zoobentívoro (insetos)	escavador
<i>Corydoras aurofrenatus</i>	3,5 -5,4	zoobentívoro (insetos)	escavador
<i>Corydoras hastatus</i>	1,8 -2,3	zoobentívoro (insetos)	escavador
<i>Corydoras polystictus</i>	2,3 -3,1	zoobentívoro (insetos)	escavador
Belonidae			
<i>Potamorhaphis eigenmanni</i>	8,0 -15,0	carnívoro (insetos, peixes)	caçador de espera na superfície
Rivulidae			
<i>Rivulus punctatus</i>	1,8 -2,3	microcarnívoro (insetos)	catador
<i>Trigonectes balzanii</i>	3,6 -5,5	microcarnívoro (insetos)	catador
Poeciliidae			
<i>Pamphorichthys hasemani</i>	1,3 -1,5	onívoro (detritos, algas)	catador

Cichlidae			
<i>Apistogramma commbrae</i>	2,1 -2,5	microcarnívoro (insetos)	catador
<i>Apistogramma borellii</i>	2,3 -3,0	microcarnívoro (insetos)	catador
<i>Gymnogeophagus balzanii</i>	5,0 -7,5	zoobentívoro (insetos)	fossador
<i>Satanoperca pappaterra</i>	5,5 -8,8	zoobentívoro (insetos)	fossador
<i>Crenicichla lepidota</i>	5,3 -12,0	carnívoro (insetos, peixes)	caçador sorrateiro, catador
<i>Crenicichla vittata</i>	10,3 -16,8	carnívoro (peixes)	caçador sorrateiro
<i>Bujurquina vittata</i>	4,0 -5,9	onívoro (detritos vegetais, insetos)	fossador, catador
<i>Laetacara dorsigera</i>	2,9 -4,0	zoobentívoro (insetos)	catador
<i>Astronotus ocellatus</i>	13,0 -19,0	carnívoro (peixes, caranguejos, moluscos)	caçador de espera, catador
<i>Chaetobranchopsis australis</i>	6,0 -8,5	microcarnívoro (zooplâncton)	catador
<i>Mesonauta festivus</i>	4,6 -7,9	herbívoro (algas filamentosas)	podador
<i>Cichlasoma dimerus</i>	5,7 - 8,3	carnívoro (peixes, insetos)	caçador de espera, catador

¹Pode forragear no final da tarde (quase noite), porém, raramente à noite.

Tabela III - Peixes crepusculares e noturnos do rio Piraputanga, Mato Grosso: Amplitude de comprimento total (CT), dieta, principais itens alimentares e modo principal de forragear. Arranjo taxonômico como na Tabela II.

Família/Espécie	Amplitude de Comprimento (cm, CT)	Dieta e principais itens alimentares	Tática de forrageio
Erythrinidae			
<i>Hoplias cf. malabaricus</i>	8,5 -25,0	carnívoro (peixes, insetos)	caçador sorrateiro e de espera
Characidae			
<i>Phenacogaster tegatus</i>	2,1 -3,5	microcarnívoro (insetos)	catador
<i>Cynopotamus kincaidi</i>	4,5 -15,0	microcarnívoro (crustáceos, insetos)	catador
<i>Roeboides descalvadensis'</i>	3,8 -7,0	lepidófago (escamas de peixes)	caçador sorrateiro e de espera
Auchenipteridae			
<i>Entomocorus benjamini</i>	3,5 -5,9	microcarnívoro (insetos)	catador
<i>Parauchenipterus striatulus</i>	9,0 -16,0	microcarnívoro (insetos)	catador
Pimelodidae			
<i>Rhamdia sp.</i>	9,5 -15,3	carnívoro (insetos, peixes)	sondador
<i>Pimelodella gracilis'</i>	4,2 -7,9	zoobentívoro (insetos)	sondador
<i>Pseudoplatystoma fasciatum'</i>	45,0-67,0	Carnívoro (peixes)	caçador de espreita, sondador
Trichomycteridae			
<i>Ituglanis eichorniarum</i>	2,3 -35,0	microcarnívoro (insetos)	sondador de fundo
<i>Ochmacanthus batrachostoma</i>		mucífago (muco de peixes)	raspador de pele
Callichthyidae			
<i>Hoplosternum littorale</i>	5,5 - 9,0	zoobentívoro (insetos)	fossador
Scoloplacidae			

<i>Scoloplax empousa</i>	1,3 -1,65	zoobentívoro (insetos, oligoquetas)	catador de fundo
Loricariidae			
<i>Rineloricaria cf. nigricauda</i>	6,9 -15,0	detritívoro (detritos, algas)	pastador
<i>Loricarichtys platymetopon</i>	7,1 -16,0	detritívoro (detritos de plantas)	pastador
<i>Hypostomus sp. 1</i>	6,0 -15,0	herbívoro (algas)	pastador
<i>Hypostomus sp. 2</i>	6,5 -17,0	herbívoro (algas)	pastador
Sternopygidae			
<i>Eigenmannia virescens</i>	7,5 -16,5	microcarnívoro (insetos)	catador
Rhamphichthyidae			
<i>Rhamphichthys hahni</i>	38,0-43,0	carnívoro invertívoro (insetos)	catador
Hypopomidae			
<i>Brachyhypopomus sp.</i>	8,0 -12,0	microcarnívoro (insetos)	catador
Gymnotidae			
<i>Gymnotus cf. carapo</i>	16,0-23,0	carnívoro (insetos, peixes)	Catador, caçador de espreita
Synbranchidae			
<i>Synbranchus aff. marmoratus</i>	5,5 -21,0	carnívoro (insetos, peixes)	sondador de fundo
Cichlidae			
<i>Crenicichla semifasciata</i>	8,6 -16,0	carnívoro (peixes, insetos)	caçador de espera, catador

¹Pode forragear durante o dia.

4.2.1 Herbivoria

4.2.1.1 *Metynnis mola* e *M. maculatus*

Apresento e comento aqui algumas das espécies herbívoras características do Pantanal. Os pacupevas *Metynnis mola* e *M. maculatus* são espécies de ambientes rasos, comuns em corixos, lagoas e alagados do Pantanal, em locais com águas transparentes. Exploram as margens, entre a vegetação à meia água, em locais com grandes quantidades de algas filamentosas aderidas aos ramos, como registrado para *M. maculatus* por Sazima (1986). São diurnos e vivem em cardumes mono ou bi-específicos, com grande número de indivíduos, podendo ultrapassar a 50, nos quais *M. mola* aparenta ser mais abundante.

Metynnis mola alimenta-se principalmente de algas filamentosas. Quando poda a vegetação, seu corpo pode ficar inclinado, com a cabeça voltada para baixo ou para cima, ou, ainda, frontal à fonte de alimento. Ocasionalmente, também poda pequenas porções de folhas das macrófitas aquáticas. A procura e ingestão do alimento são feitas durante o dia, iniciando-se nas primeiras horas da manhã e terminando à tarde. Por volta das 1700 horas estão procurando abrigo entre ramos de vegetação mais densa, onde passam a noite. Forragear em locais densamente vegetados poderia ter vantagens para estas duas espécies: a fonte de alimento é abundante e, ainda, ofereceria certa proteção contra predadores, pois o pacu estaria abrigado devido ao obstáculo mecânico representado pela própria vegetação. Uma única vez observei um indivíduo de *M. mola* ser capturado por um martim pescador, *Chloroceryle amazonica* (Alcedinidae), mas ele foi apanhado num cardume em deslocamento por águas abertas.

Outra espécie de pacupeva, *Myloplus levis*, vive tanto em ambientes rasos e vegetados como em locais mais abertos, geralmente mais profundos. Os juvenis podem ser encontrados compondo cardumes mistos com *Metynnis mola* e *M. maculatus*, porém os adultos preferem margens de corixos e lagoas com vegetação ciliar, onde podem ser encontrados junto aos cardumes de uma quarta espécie de pacupeva, *Mylossoma orbignyanum*.

4.2.1.2 *Myloplus levis*

Myloplus levis é essencialmente diurna e vive em pequenos cardumes de cerca de cinco indivíduos compondo cardumes com outras espécies de pacupevas, nos quais outras espécies são mais abundantes. Os juvenis alimentam-se de algas filamentosas, junto com *Metynnis* spp., podendo deste modo obter as mesmas vantagens atribuídas àquelas espécies. Os adultos alimentam-se também de frutos e sementes que caem da vegetação marginal. O modo de podar a vegetação é semelhante àquele descrito para *Metynnis* spp. Frutos e sementes são apanhados ao caírem na água, na superfície ou enquanto afundam. Considero *M. levis* basicamente herbívora, porém, como costuma catar itens na superfície, é provável que, indivíduos adultos possam também catar outros itens, como insetos terrestres que caem na água, oriundos da vegetação ciliar (tática usada por *Brycon hilarii*, cf. Sabino & Sazima, 1999).

4.2.1.3 *Mesonauta festivus*

O cará *Mesonauta festivus* é um outro herbívoro podador de algas filamentosas. Os ambientes que ocupa, seus hábitos, sua dieta e os modos como obtém o alimento estão descritos em Machado (1983). Suas formas de organização social, junto com seus mecanismos de defesa, merecem um estudo à parte, dado o nível de complexidade.

4.2.1.4 *Rineloricaria* cf. *nigricauda* e *Loricariichthys platymetopon*

Os cascudos *Rineloricaria* cf. *nigricauda* e *Loricariichthys platymetopon* são exemplos de herbívoros que pastam sobre algas. Vivem preferencialmente sobre ramos de macrófitas aquáticas, mas também podem ser encontrados no substrato lodoso de fundo. São peixes sedentários, deslocando-se pouco ao forragear, quando raspam algas com o auxílio dos dentes especializados, geralmente em forma de colher ou espátula (Britski **et al.**, 1999). Os cascudos do gênero *Hypostomus* também pastejam algas sobre folhas, caules e porções de plantas mortas.

4.2.1.5 Exemplos de frugivoria

Frugivoria é aqui considerada como um item de herbivoria, por ser importante e, geralmente, praticada por diversas espécies pantaneiras de peixes onívoros, generalistas e oportunistas. É um aspecto pouco conhecido nas relações peixe/planta, na região do Pantanal. A despeito disso, sugiro que a frutificação de certas plantas na época de cheia/vazante atraia os peixes, que, ao se alimentarem de frutos, garantiriam a dispersão das sementes.. Seguindo os “caminhos” determinados pelas plantas frutificadas, os peixes teriam alimento, abrigos contra predadores no entorno inundado e locais de descanso, como discutido por Mago-Leccia (1970) para peixes dos Llanos da Venezuela. De outro modo, peixes poderiam oportunisticamente aproveitar frutos que caíam na água por atividades de outros animais, como descrito para *Brycon hilarii* em atividade alimentar do macaco *Cebus apella* (Sabino & Sazima 1999).

Nas estações que compreendem os períodos de cheia e vazante, pude observar que nas áreas inundadas frutificam algumas espécies de plantas típicas do Pantanal. Exemplo comum é o “tarumã” (*Vitex cymosa* - Verbenaceae), cujos frutos são comidos pelo pacu *P. mesopotamicus*, pela piraputanga *B. hilarii* e pelos pacupevas *Mylossoma* spp., bem como o cipó *Dillenia* sp. (Dilleniaceae) cujos frutos são comidos pelo mandi *Pimelodus argenteus*. Espécies de Euphorbiaceae, Rubiaceae, Myrtaceae, Malpighiaceae e Melastomataceae também têm seus frutos comidos por peixes. Podemos ainda incluir a sardinha *Triportheus nematurus*, e os pias *Leporinus* spp. e *Schizodon Borelli* como espécies frugívoras.

Em diversos estudos foi constatado, com base em conteúdo estomacal, ser comum peixes alimentarem-se de frutos no Pantanal (Silva, 1985; Conceição, 1988; Silva, 1990). Estudos feitos por Silva & Saddi (1989) na ilha de Taiamã, Estação Ecológica do IBAMA, próxima à cidade de Cáceres, MT, revelaram que há um número superior a 30 espécies de plantas cujos frutos e sementes são comidos por peixes. Mago-Leccia (1970) menciona situações semelhantes para peixes e plantas que frutificam na época de cheia/vazante nos Llanos da Venezuela, sem, entretanto, mencionar dispersão de sementes.

Uma das conseqüências da frugivoria seria a dispersão de sementes. Silva (1985) sugere que diversos frutos comidos por *P. mesopotamicus* têm suas sementes assim dispersas, pois em análise do conteúdo estomacal e intestinal de vários indivíduos, encontrou sementes inteiras no final do tubo digestivo. Além disso, Conceição (1988) obteve resultados positivos em testes de germinação com sementes de *Mouriri acutiflora* (Melastomataceae) retiradas do conteúdo estomacal de peixes. Gottsberger (1978), num estudo de dispersão de sementes em região inundada da Amazônia, considerou que várias espécies de plantas desses ambientes devem ser dispersas por peixes, com base em evidências semelhantes àquelas encontradas por Silva (1985) e Conceição (1988). Na Amazônia existem mais de um milhar

de espécies de peixes, das quais Goulding *et al.* (1988) em um estudo no rio Negro confirmaram que cerca de 79 espécies de peixes alimentam-se de frutos/sementes sendo seus dispersadores mais importantes.

A frutificação das plantas durante o período de inundação do Pantanal pode ser considerada como uma estratégia para a dispersão das sementes por peixes, como também observado por Goulding (1980) e confirmado por Goulding *et al.* (1988) para a região Amazônica (provavelmente também nos Llanos da Venezuela, apesar de não ser deste modo considerado por Mago-Leccia, 1970). Acredito que no Pantanal esta seria uma estratégia importante, uma vez que a inundação durante boa parte do ano restringiria a ação de outros dispersadores potenciais, com exceção de aves.

4.2.2 Carnivoria

A ocorrência de numerosas espécies de peixes carnívoros no Pantanal (exemplificadas nas Tabelas II e III), representadas principalmente por variadas formas de piscivoria, motivou um dos principais enfoques do presente estudo, a carnivoria. A riqueza de espécies piscívoras parece ser comum em ambientes aquáticos como os aqui descritos, como pode ser apreciado no estudo de Winemiller (1989b) nos Llanos da Venezuela. A seguir descrevo os hábitos de algumas espécies carnívoras, notadamente piscívoras, do Pantanal:

4.2.2.1 *Potamotrygon motoro*

A arraia *Potamotrygon motoro* vive em ambientes rasos, corixos e lagoas com água escura (cor acastanhada), mas com boas condições de visibilidade. Tendo hábitos

bentônicos, explora locais abertos ou vegetados junto à margem, ou na calha. Parece ser peixe essencialmente diurno, mas ocasionalmente observei discretos deslocamentos (exploratórios?) em alguns indivíduos, no início de noites claras. Em época de seca (agosto/novembro) os indivíduos ficam restritos a grandes corixos e baías, ao passo que na cheia (dezembro/abril) é difícil de ser encontrada, provavelmente devido ao grande volume de água. Fink & Fink (1978), observaram modo semelhante desta espécie ocupar o ambiente na Amazônia.

O período de forrageamento de *P. motoro* é quase que exclusivamente diurno, estando pouco ativa entre 0500 e 0900 horas, quando inicia breves deslocamentos pelo ambiente, ficando mais ativa entre 1200 e 1600 horas. Excepcionalmente, alguns indivíduos ficam ativos até as 2100 horas em noites de luar (Machado & Biondi, 1987).

Ao forragear, *P. motoro* desloca-se lentamente, com paradas bruscas, seguidas de movimentos ondulatórios (tremular) com as bordas do corpo. O formato do corpo (discóide) e a posição ventral da boca facilitam seu hábito de predador bentívoro. Alimenta-se principalmente de moluscos, camarões e caranguejos no período de vazante, podendo também apanhar pequenos peixes. Moluscos, camarões e caranguejos são tidos por Pinho (1990), Reis (1988) e Araújo(1986), como de hábitos bentônicos e comuns nas vazantes do Pantanal. As arraias do gênero *Potamotrygon*, incluindo *P. motoro*, alimentam-se de peixes, camarões e outros itens alimentares (Castello, 1975), porém Saul (1975) considerou *Potamotrygon* somente como predador piscívoro, o que difere do aqui constatado para *P. motoro*.

4.2.2.2 *Hoplias cf. malabaricus*

A traíra ou lobó *Hoplias cf. malabaricus* habita preferencialmente ambientes rasos e lânticos, onde fica estacionária no fundo, entre ramos da vegetação subaquática próxima da margem, tendo padrão de cor críptico com relação ao substrato (padrão de cor protetiva segundo Taphorn, 1992).

Hoplias cf. malabaricus é espécie sedentária, que se desloca muito pouco, à semelhança do relatado por Uieda (1984) em um estudo realizado em um riacho do Estado de São Paulo, na região de Limeira. Apresenta hábitos crepusculares a noturnos (início da noite), embora possa ter atividade diuturna em certas circunstâncias durante a vazante no Pantanal. Soares (1979) e Uieda (1984), com base em análise de indivíduos juvenis, relatam atividade diurna para esta espécie, fato que confirmei no presente estudo.

Hoplias cf. malabaricus forrageia no crepúsculo até as primeiras horas da noite (1700 - 2100 horas). Age como predador de espreita (cf. Curio, 1976 e Keenlyside, 1979), que ataca suas presas de postura estacionária (cf. Machado, 1983; Machado & Sazima, 1992 e Taphorn, 1992). Postura estacionária e padrão de cor críptico favorecem os hábitos predatórios deste peixe. Permanece entre a vegetação, abrigado em locais rasos, áreas habitualmente procuradas pelas presas para passarem a noite. Em um estudo feito na Amazônia Equatoriana, Saul (1975) observou indivíduos estacionários durante a noite em locais rasos e vegetados, embora não tenha relacionado este fato a comportamento de caça. No Pantanal, observei que a investida contra a presa é feita quando esta se aproxima a uma distância de cerca de 20cm.

A dieta de *H. cf. malabaricus* é baseada em pequenos peixes caracídeos e ciclídeos, além larvas de insetos. Piscivoria para esta espécie também foi evidenciada por Lowe-

McConnell (1964), Knöppel (1970), Saul (1975), Soares (1979), Caramaschi (1979), Winemiller (1989b) e Taphorn (1992).

No Pantanal, registrei alimentação diuturna de *H. cf. malabaricus* durante o curto espaço de tempo que dura o final da vazante (entre os meses de junho e julho). Neste período há migração massiva de peixes de um lugar para outro, principalmente de espécies de pequeno porte (Characidae, Curimatidae, Cichlidae e camarões Palaemonidae) que procuram sair dos alagados temporários para corpos de água perenes. Apesar de também estarem saindo, as traíras se retardam e ficam dispostas em volta de pequenos canais, aguardando a passagem de suas presas, apresando frenética e fartamente os pequenos peixes e camarões que se aglomeram nestes locais. É provável que a voracidade de *H. cf. malabaricus* neste período esteja relacionada à seca eminente, quando as condições não são favoráveis à predação (Machado & Sazima, 1992).

Com a seca, muitas lagoas secam completamente, causando a morte dos peixes que aí vivem; entretanto, há aquelas que não secam e ficam anóxicas (cf. Mago-Leccia, 1970 e Winemiller, 1989a,b, para os Llanos da Venezuela; presente estudo). Taphorn (1992) afirma que *H. cf. malabaricus* possui mecanismos de respiração acessórios, além de ter mecanismos comportamentais e fisiológicos para tolerar anóxia, podendo inclusive viver em lagoas poluídas. No Pantanal, durante a seca, encontrei traíras em lagoas eutrofizadas, com a aparência semelhante às aquelas citadas por Taphorn (1992), assim confirmando suas ponderações.

Do mesmo modo como Mago-Leccia (1970) registrou para os Llanos venezuelanos, observei no Pantanal, em pequenas lagoas no período de seca, peixes convivendo com predadores como *H. cf. malabaricus* e *Serrasalmus* spp. (piranhas), mas que por algum motivo não eram apresadas. Aparentemente, os peixes pequenos (presas potenciais) não

interessam aos predadores, que adotam alimentação diferente daquela da época de vazante, quando a caça é farta e abundante. O esforço dispendido na caça a estas pequenas presas talvez não compense o ganho em energia. Os predadores alimentam-se pouco devido aos rigores do ambiente (altas temperaturas da água, falta de oxigênio e outros fatores ambientais) (Mago-Leccia, 1970 e presente estudo).

Acredito que não só *Hoplias cf. malabaricus*, mas também outros peixes, como o jeju *Hoplerythrinus unitaeniatus* e o peixe-cachorro *Acestrorhynchus pantaneiro*, alimentam-se fartamente no período de vazante, acumulando energia para o período de estiagem, desta forma aumentando suas oportunidades de sobrevivência até o próximo período de cheias. Esta seria uma explicação aceitável para a mudança das estratégias de alimentação deste peixe no período de seca, inclusive ficando longos períodos sem se alimentar, em função das rigorosidades iminentes do período de seca no Pantanal. Observei que, em ambientes perenes na mesma região, estes predadores mantêm, durante a seca, o padrão de caça e seus hábitos piscívoros registrados na época das cheias.

4.2.2.3 *Acestrorhynchus pantaneiro*

O peixe-cachorro *Acestrorhynchus pantaneiro* vive em ambientes rasos e abertos, próximo ou não das margens, porém raramente em locais vegetados, preferencialmente junto à superfície e em águas claras. Costuma agrupar-se em cardumes de vários indivíduos, mas quando muito pequenos (até 9cm) ou muito grandes (cerca de 25cm) podem ficar isolados. Apresenta atividade essencialmente diurna, raramente noturna (ao luar).

O peixe-cachorro *A. pantaneiro* caça em grupo ou solitariamente. Caçar em grupo é modo mais comum, e foram registradas duas formas básicas. Em águas abertas, o grupo adquire formato de uma seta, onde os indivíduos que ficam dispostos na frente da formação vão, um a um, saindo para capturar suas presas, voltando posteriormente a compor o grupo, posicionando-se na parte de trás da formação. Presas de pequeno porte são ingeridas em seguida à captura, ao passo que as maiores são seguras entre as mandíbulas e o predador voltando ao grupo. Após encardumar, ajeita a presa de modo que a sua cabeça fique voltada para o interior da boca e a ingere. Há casos em que presas maiores ao serem abocadas, tentam escapar, podendo ter porções de seus corpos arrancadas ou mesmo podem escapar, com porções de seus corpos dilacerados, o predador ingerindo apenas a parte arrancada. Certas presas como ciclídeos mais robustos, escapam com frequência da mordida do predador. Geralmente, estas presas escapam quando parece haver um erro de avaliação no tamanho da presa, maior que aquela que de fato poderia ser ingerida pelo predador, de modo semelhante ao descrito na hipótese de “olhos maiores que a boca” sugerida por Sazima & Martins (1990) para serpentes do Sudeste brasileiro.

Outra forma de caçar em grupo, em *A. pantaneiro*, é quando os indivíduos estão próximos da margem, por onde nadam constantemente cardumes multiespecíficos de

pequenos peixes. Os predadores formam colunas mais ou menos regulares, paralelas à margem, de onde monitoram o nado de suas presas. A intervalos não regulares, um, dois ou até mais indivíduos investem contra as presas, sendo que cada um deles captura uma ou mais presas de cada vez. A investida causa uma dispersão momentânea do cardume das presas, o que é aproveitado pelos outros indivíduos para capturar e ingerir freneticamente o máximo de presas, produzindo sons característicos na água. Cada evento predatório dura cerca de três minutos. Esta forma de caçar em grupo habitualmente ocorre em horários mais quentes do dia, entre 1200 e 1400 horas.

Aparentemente caçar solitariamente tem significado diferente para indivíduos pequenos e grandes. Os pequenos são comuns em época de cheia, quando a vegetação está inundada, propiciando numerosos abrigos no seu interior. Nesta circunstância, *A. pantaneiro* pode capturar pequenos insetos que caem na água em situações oportunísticas, mas ainda prefere capturar pequenos peixes. Em indivíduos pequenos, a caça solitária provavelmente está relacionada à defesa contra predadores (q.v. defesas antipredatórias).

A dieta de *A. pantaneiro* é baseada em pequenas espécies de peixes Characidae e Cichlidae, podendo apresar também, em certas ocasiões indivíduos maiores como Curimatidae, Tetragonopterinae e Triphorteinae e alguns Cichlidae. Em análise do conteúdo estomacal de exemplares de *A. pantaneiro* de cerca de 15cm, registrei estômagos com até 25 presas no total, principalmente *Serrapinus* spp., ciclídeos, *Hyphessobrycon eques* e *Aphyocharax* spp., além de outras espécies em menores quantidades. Indivíduos de cerca de 25 cm de tamanho ou superior geralmente continham presas maiores, como *Astyanax abramis*, *Tryportheus nematurus*, ciclídeos, dentre outros, assim como algumas poucas espécies menores.

Regime essencialmente piscívoro também foi constatado para seis outras espécies de *Acestrorhynchus* de outras regiões do Brasil (Menezes, 1969). Nos Llanos da Venezuela, Nico & Taphorn (1985) constataram piscivoria para *A. microlepis* e Taphorn (1992) para *A. falcistrostris*, *Acestrorhynchus* sp., além de *A. microlepis*, o que confirma piscivoria como hábito alimentar deste gênero.

Acestrorhynchus pantaneiro é piscívoro altamente especializado, que parece maximizar tempo e energia em seus modos de como caça. Sua dieta e formas como obtém seu alimento são comparáveis a *A. microlepis* (Nico & Taphorn, 1985), sendo equivalentes inclusive nas espécies de presas capturadas. À voracidade de *A. pantaneiro* no período de final de vazante poderia ter a mesma explicação dada aqui para *Hoplias* cf. *malabaricus*. Por ser piscívoro abundante e apresentar modos variados de caça, *A. pantaneiro* pode, juntamente com as piranhas, ser considerado como uma espécie que exerce grande influência sobre a estrutura de comunidades de ambientes aquáticos lênticos no Pantanal (q.v. este ponto de vista, para piranhas, em Sazima & Machado, 1990).

4.2.2.4 *Pygocentrus nattereri*

Pygocentrus nattereri é peixe que vive em ambientes de média profundidade, mas também podem ser encontrados em locais rasos menos freqüentemente. Geralmente são ambientes vegetados, onde se deslocam por baixo da vegetação e fora dela em áreas mais abertas, à meia água e no fundo, como também descrito em Sazima & Machado (1990).

Durante o dia permanece em grupos de vários indivíduos (20-30) e realizar patrulhamento nos arredores da área onde está, de onde fazem investidas isoladas a suas presas potenciais (conforme também descrito em Sazima & Machado, 1990). Durante a

noite, grandes indivíduos podem patrulhar uma área específica e ocorrer comportamentos agonísticos intra e interespecíficos (Sazima & Machado, 1990). Movimentos migratórios foram observados em época de vazante, principalmente no mês de julho, em grupos de 20-30 indivíduos, quando também realizam atividades alimentares (Sazima & Machado, 1990; presente estudo).

Sua dieta é baseada quase que exclusivamente em peixes caracídeos, ciclídeos e outros tipos de peixe, inteiros ou porções do corpo, como também descrito em Sazima & Machado (1990). Indivíduos pequenos (5-10cm) podem comer presas inteiras, a exemplo de pequenos caracídeos Tetragonoperinae e Cheirodontinae, assim como ciclídeos.

Em análise de cerca de 30 estômagos de *Pygocentrus nattereri* colhidos por Julio César Dalponte, de animais oriundos da localidade de Campo do Jofre no período de seca, estes estavam repletos de coleópteros e alguns continham grande quantidade de pedaços de pecíolo de aguapés (Pontederiaceae).

Alto grau de piscivoria especializada em piranhas pantaneiras foi mostrado por Sazima & Machado (1990), sendo estes estudos restritos a momentos de grande fartura de presas (peixes), mesmo assim ainda constataram que também ingerem itens de origem vegetal e animais que não peixe em menor escala. Muitas piranhas na Amazônia se alimentam de itens vegetais, como é o caso de frutos (Goulding, 1980). Estudos que abrangeram vários momentos do ano, realizados nos Llanos venezuelanos, mostraram que *P. notatus* e *Serrasalmus* spp. comem vegetais (Nico & Taphorn, 1988 e Winemiller, 1989b), além dos estudos de Machado-Allison & Garcia (1986) e Nico (1990). Estômagos repletos de insetos, junto com itens de origem vegetal, indicam que *P. nattereri* no Pantanal tem alternativas alimentares na escassez de peixe ou mesmo quando o ambiente dificulta sua aquisição, notadamente no período de seca.

Mesmo vivendo em grupo a maior parte do tempo, *Pygocentrus nattereri* caça suas presas individualmente, excepcionalmente se alimenta de presas maiores, neste caso peixes ou outros animais moribundos. Alimenta-se de carcaças de animais mortos recentemente (detalhes também descritos no trabalho de Sazima & Machado 1990). As presas são abordadas geralmente quando estão distraídas, em alguma atividade, geralmente alimentar, e têm pedaços de seus corpos arrancados ou metade do corpo cortado, como observado em um ataque realizado a um *Astyanax abramis* (cf. Sazima & Machado, 1990). Indivíduos pequenos costumam investir sobre suas presas pequenas e capturá-las por inteiro, em locais geralmente rasos.

Neste estudo, constatou-se que *P. nattereri* é primariamente piscívora, assim como *Serrasalmus altuvei*, *S. medina*, *S. elongatus*, *S. irritans* e *S. rhombeus* dos Llanos da Venezuela (Taphorn, 1992). Apesar desta constatação, a espécie pode ter formas alternativas de alimentação em função das mudanças estacionais (presente estudo) e outros tipos de alimentação carnívora ou herbívora (Goulding, 1980; Sazima & Zamprogno, 1985; Sazima & Pombal-Jr, 1988; Northcot et al., 1986,1987 e Nico & Taphorn, 1986). Aparentemente, muitos dos aspectos do comportamento de peixes pantaneiros estão em função dos hábitos predatórios desta e de outras espécies de piranhas que ocorrem na região (cf. Sazima & Machado, 1990 e presente estudo). Piscivoria acentuada parece influenciar a comunidade como um todo, como também pode observar Lowe-MacConnell (1987) em estudos de piscivoria em outras regiões.

4.2.2.5 *Pseudoplatystoma corruscans*

O pintado *Pseudoplatystoma corruscans* vive em ambientes mais profundos dos corixos, rios e lagoas perenes, onde ocorre com frequência em reentrâncias de barrancos, embaixo de locais vegetados e sombrios, próximo ou embaixo de troncos. Durante o dia, permanece estacionário no fundo. Os jovens podem ficar escondidos no fundo dentro da vegetação submersa. Os adultos apresentam atividade crepuscular e noturna, ficando pouco ativos no meio da madrugada até as primeiras horas do dia (0400 - 0700 horas) e retomando a atividade no crepúsculo até cerca de 2200 horas, com pouca atividade em noites de luar. Os jovens são predominantemente diurnos.

Pseudoplatystoma corruscans caça ativamente, procurando suas presas em áreas abertas, mas próximo de locais vegetados. Sua investida é bem sucedida a curtas distâncias, até cerca de 40cm. A presa é abocada pela região cefálica, sendo depois ingerida. A ingestão parece demorar quando se trata de presas robustas: em um exemplar, encontrei a metade do corpo de um curimba *Prochilodus lineatus* com cerca de 1500 gramas, no estômago e a outra metade na cavidade bucal; a parte do corpo que se encontrava no estômago já estava em adiantado processo de digestão.

Caça ativa também pode ocorrer quando grupos de *P. corruscans* acompanham os cardumes de presas (Characiformes e Siluriformes) que estão saindo do Pantanal, migrando rio acima. Esse tipo de caça ocorre no final das chuvas, é diuturna e por curtos períodos, sendo uma forma oportunista de alimentação. Comportamento semelhante foi observado para *P. fasciatum* e *P. tigrinum* por Reid (1983), em ambientes da Venezuela, comparáveis aos aqui estudados.

Jovens de *P. corruscans* caçam quase que exclusivamente durante o dia. Ficam estacionários e escondidos em locais sombreados do ambiente, abaixo ou ao lado da vegetação subaquática, sendo pouco perceptíveis (crípticos) nestes locais. Suas investidas são rápidas e eficazes à distância de 50 cm. Investem repentinamente, a partir de postura estacionária, principalmente quando há aglomeração de presas, evento comum no Pantanal.

Também podem caçar por aproximação sorrateira (Sazima & Machado, 1990), saindo da vegetação para capturar uma presa. Em uma única vez, observei um indivíduo capturar dois exemplares de Cichlidae ao mesmo tempo. Capturar mais de uma presa em momentos de aglomeração de peixes seria uma forma oportunística de se alimentar (Machado, 1986), além de maximizar recursos como tempo e energia (Pianka, 1978; Ricklefs, 1979).

Pseudoplatystoma corruscans alimenta-se de espécies de peixes de hábitos essencialmente noturnos, como *Cynopotamus kincaidi*, *Gymnotus carapo*, *Hoplias cf. malabaricus*, e algumas espécies de Pimelodidae. A exceção é *Prochilodus lineatus* que é presa essencialmente diurna, aparentemente capturada quando se encontra estacionária durante a noite, em grandes cardumes. A abundância de presas na vazante do Pantanal é um fator que facilita a captura por *P. corruscans*. A alimentação do pintado também foi estudada por Silva **et al.** (1984a), os quais registraram que as espécies de presas são semelhantes às aqui relatadas. A dieta de *P. corruscans* pode ser comparada à de *P. tigrinum* da Venezuela (Reid, 1983), apesar deste autor ter evidenciado maior quantidade de Gymnotiformes. *Pseudoplatystoma corruscans* é aqui considerado como um predador de topo de cadeia trófica.

4.2.2.6 *Pseudoplatystoma fasciatum*

Para *Pseudoplatystoma fasciatum* são ressaltadas somente as diferenças existentes entre esta espécie e *P. corruscans*. Nesse sentido, vale destacar que o cachara é muito ativo entre 0400 e 0600 horas da manhã, sendo pouco ativo durante o dia, voltando a ter atividade no final de tarde ao início da noite (1700 - 1930 horas). Picos de atividades entre adultos de ambas as espécies e entre adultos e jovens de cada espécie, pode ser uma forma de diminuir a competição entre eles (Machado, 1986). Em termos comparativos, há equivalência entre *P. tigrinum* dos Llanos venezuelanos (Reid, 1983) com *P. corruscans* do Pantanal quanto as espécies de presas capturadas e o período de atividade, da mesma forma que são comparáveis os indivíduos de *P. fasciatum* em ambas as regiões. De acordo com Winemiller (1991, 1992), existem muito mais semelhanças nos hábitos entre espécies de peixes de comunidades distintas geograficamente, em que as pressões ambientais são semelhantes, de que entre espécies semelhantes em uma mesma comunidade.

Pseudoplatystoma fasciatum é bagre que se alimenta de presas menores, de hábitos diurnos ou noturnos (geralmente em função do horário em que está caçando). Dentre as presas que foram identificadas estão *Cynopotamus kincaidi*, *Tetragonopterus argenteus*, *Schizodon borelli*, *Leporinus* spp., *Eigenmannia virescens*, *Serrasalmus* spp., *Psectrogaster curviventris*, *Potamorhina squamoralevis*, *Steindachnerina nigrotaenia* e *Cyphocharax gillii*. Captura de conjuntos de presas diferentes das de *P. corruscans* seria uma outra eficiente forma de evitar competição entre as duas espécies. *Pseudoplatystoma fasciatum* é também um predador piscívoro de topo, entretanto é mais ativo que *P. corruscans* e em função disso é menos seletivo quanto ao tamanho e ao número de espécies que utiliza como presas.

4.2.2.7 *Astronotus ocellatus*

O acará-acu *Astronotus ocellatus* é peixe que vive em ambientes rasos e vegetados da margem. Pode também ficar em locais mais afastados da margem, porém preferencialmente em locais vegetados. É de hábito essencialmente diurno, nada a meia água e junto à superfície e vive em cardumes de poucos indivíduos (3-9) ou raramente solitário. Machado (1983) descreve os hábitos de *A. ocellatus* do Pantanal e que são comparáveis aos da mesma espécie na Amazônia (Ferreira, 1981).

A dieta de *A. ocellatus* é baseada em pequenas espécies de peixes caracídeos, ciclídeos e loricariídeos, assim como também em caranguejos. Peixes são capturados por essa espécie a meia água e junto à superfície, um ou vários na seqüência, excetuando-se os loricariídeos que são capturados nos ramos submersos da vegetação (cf. Machado, 1983). Caranguejos são capturados no fundo, quando estão em deslocamento, ou sobre os ramos submersos da vegetação (cf. Machado, 1983). Consome principalmente caranguejos de pequeno porte, aparentemente por ser de mais fácil trituração em seus dentes faringianos.

Um modo incomum de *A. ocellatus* capturar caranguejos Trichodactylidae jovens e peixes consiste em camuflar o corpo com argila e ficar estacionário, no fundo, encostados em barrancos. Para se camuflar, *Astronotus* roça o corpo de ambos os lados várias vezes na argila, em um barranco ou no substrato do fundo, até adquirir a tonalidade da argila (ligeiramente ocre). Com a aquisição de um colorido críptico em relação ao local onde está, pode aproximar-se sorrateiramente de suas presas ou deixar que elas se aproximem (mais comum), que neste caso são caranguejos ou peixes, capturando-as uma de cada vez. Este tipo de caça é utilizado pelo predador em áreas com nenhuma ou pouquíssima vegetação.

Este comportamento de camuflar o corpo com argila, favorece os indivíduos que vivem em áreas sem vegetação, evitando que sua aproximação pudesse ser percebida pela presa, deste modo facilitando e maximizando tempo e energia para conseguirem se alimentar. Aparentemente este não parece ser o modo comum de caçar desta espécie, pois somente foi observado em animais que vivem em áreas alagadas do rio Bento Gomes, próximas da Rodovia Transpantaneira, já alteradas por atividades antrópicas.

Cichlidae foram considerados como muito “inteligentes” por Fryer & Iles (1972), estudando espécies africanas, aspecto também ressaltado por Machado (1983) para espécies do Pantanal, o que poderia indicar certo grau de sucesso na exploração dos recursos alimentares a partir de novas estratégias de caça.

Astronotus ocellatus é peixe carnívoro, pouco especializado quanto aos alimentos que come, estando estes mais em função de abundância no ambiente e facilidade de captura nos momentos em que os procura. Comparativamente é espécie semelhante a *Caquetia kraussii* dos Llanos da Venezuela (Winemiller, 1989b), e diferente de *A. ocellatus* da Amazônia, considerado como de hábitos essencialmente herbívoros (Ferreira, 1981).

4.2.2.8 *Crenicichla lepidota*

A joana-guensa *Crenicichla lepidota* habita locais abrigados, onde existe bastante vegetação enraizada ou onde haja reentrâncias no substrato, preferencialmente em locais rasos e marginais da maioria dos ambientes pantaneiros.

É peixe de hábitos exclusivamente diurnos, que vive escondido ou entocado, de onde sai para obter seu alimento. Durante a noite fica estacionário e imóvel em seu abrigo.

Durante o período de vazante *C. lepidota* alimenta-se de pequenos peixes, sendo que as espécies capturadas já foram descritas neste estudo para *Acestrorhynchus pantaneiro*. Dieta comparável possui *C. lugubris* (Knöppel, 1970) quanto à ingestão de peixes. Entretanto Saul (1975) considera *C. lepidota* um carnívoro generalista, pois encontrou outros itens no estômago dessas espécies que não peixes; esse tipo de alimentação, porém, deve ser comum para esta espécie em ambientes com poucas variações sazonais, enquanto que a piscivoria aqui relatada é hábito oportunístico, bem sucedido devido à abundância de presas no período de vazante pantaneira.

Para capturar peixes, *C. lepidota* faz investida a partir de seus abrigos, em seguida a eles voltando. Oportunisticamente pode capturar presas no momento em que estas são dispersadas por investidas de outros animais piscívoros. Nestas circunstâncias, pode capturar até mais de uma presa antes de voltar ao abrigo, mas pode também fazer várias investidas em seqüência, até que esteja saciada. Na vazante, caça oportunista é um evento comum no Pantanal para várias espécies de peixes e outros animais (Machado, 1983; Sazima & Machado, 1990; presente estudo). A exemplo de outros peixes piscívoros, *C. lepidota* é um predador sorrateiro (cf. Keenleyside, 1979), que espreita sua presa para poder atacá-la e subjugar-la.

4.2.2.9 *Satanoperca pappaterra*

O acará *Satanoperca pappaterra* é uma espécie que vive em ambientes rasos, preferencialmente abertos, ocasionalmente próxima de vegetação, porém sempre junto ao substrato. Costuma agrupar-se em cardumes de vários indivíduos, mas indivíduos adultos e grandes costumam ser observado aos pares. É peixe essencialmente diurno.

A dieta de *S. pappaterra* é baseada em larvas de Díptera, Chironomidae. Caça seu alimento fossando o fundo, cavando pequenas covas no substrato para procurar e capturar as larvas de insetos. Machado (1983) já havia constatado estes mesmos hábitos para esta espécie, fazendo ampla descrição em seu estudo, que é semelhante a *Lethrinops furcifer*, um ciclídeo Africano (Fryer & Iles, 1972).

4.2.2.10 *Potamorrhaphis eigenmanni*

O peixe agulha *Potamorrhaphis eigenmanni* é espécie que vive junto à superfície, exceto quando em deslocamentos de fuga, geralmente causados por ataques de predadores ou por perturbações bruscas no ambiente. Costuma ficar estacionária entre a vegetação aquática, ao lado de folhas de capins (Poaceae ou Cyperaceae) ou de ramos de outras plantas (p.ex., Pontederiaceae). Esta preferência parece ser comum a algumas espécies de Belonidae, como foi descrita para *Strongylura timucu* (Sazima & Uieda, 1979).

Possui atividade diurna, vivendo em pequenos grupos (3 a 9 indivíduos), algumas vezes podendo ser solitária. A maior parte do tempo o grupo ou o indivíduo ficam estacionários, realizando pequenos deslocamentos para mudança de área de atividade ou quando é perturbado, sendo bastante ariscos à aproximação humana. Os deslocamentos são muito suaves e quase imperceptíveis quando entre a vegetação, aparentando extremo cuidado para não ser percebido. Apesar de ser um peixe diurno, *P. eigenmanni* caça preferencialmente entre 0500 e 0700 horas e das 1700 até por volta das 1830 horas, quando ainda existe um pouco da luz do dia. Ao caçar, faz sua investida de uma postura estacionária, saindo das proximidades da vegetação que o abriga, sendo difícil de ser detectado em vista dorsal ou

lateral, dado o grau de criptismo que a vegetação lhe confere, grau que é aumentado pelos horários crepusculares em que caça.

Os adultos se alimentam de pequenas espécies de Cheirodontinae (*Serrapinnus* spp. e outras), que normalmente vivem nos locais onde se abrigam. Entretanto, indivíduos jovens caçam pequenos insetos que caem na água ou que habitam a superfície, como também foi constatado por Leite (1999).

Potamorrhaphis eigenmanni captura suas presas quando estas se deslocam pelo ambiente, no momento em que estão muito próximas, quase tocando a boca do predador, sendo então facilmente capturadas. O deslocamento durante o ato predatório é mínimo e é realizado por nados suaves e quase que imperceptíveis. Captura uma presa de cada vez, abocando-a lateralmente, depois a ajeitando na boca de forma que fique com a cabeça voltada para o seu interior, sendo então ingerida. Após cada captura pode voltar à postura anterior ou deslocar-se para um local próximo com características semelhantes. Os hábitos predatórios de *P. eigenmanni* induzem à hipótese de que a tática de predação exibida por esta espécie evoluiu em função de seus mecanismos defensivos, muito semelhantes àqueles descritos por Sazima e Uieda (1979) para *S. timucu*, considerando que no Pantanal há os mesmos predadores listados por estes autores, além de outros. A forma dissimulada como realiza o ato predatório, assim como seus deslocamentos, aparentam não chamar atenção, podendo ser interpretados como uma estratégia para evitar sua detecção tanto pelas presas como por eventuais predadores.

Potamorrhaphis eigenmanni é um predador de espera que caça sorrateiramente (cf. Curio, 1976 e Keenleyside, 1979). O hábito de comer insetos na fase jovem e peixes na fase adulta, coloca-a como espécie insetívora/piscívora, sendo por este motivo considerada como a menos evoluída das espécies do gênero por Goulding & Carvalho (1984), que ainda

enquadraram *P. guianensis* como insetívora e *P. petersi* como insetívora/piscívora, argumentando que insetivoria evoluiu de piscivoria.

Carnivoria, principalmente piscivoriá, é comum em várias das espécies que ocorrem no Pantanal Mato-Grossense. Entretanto, cabe ressaltar que piscivoria é hábito bastante pronunciado na época de vazante, em função da grande disponibilidade e concentração de presas em lugares acessíveis e de fácil captura. Nestas circunstâncias, piscivoria é praticada não só por peixes piscívoros especializados, os quais podem desenvolver modos especializados de captura, como ser oportunisticamente praticada por peixes que se aproveitam de um momento de fartura de peixes forrageiros, ditada pelas variações sazonais que ocorrem em ambientes pantaneiros.

4.2.3 Onivoria

Onivoria é uma importante categoria alimentar para peixes pantaneiros. Muitos deles são pouco seletivos na obtenção do alimento e marcadamente oportunistas, explorando muito bem o alimento disponível nos ambientes de acordo com sua sazonalidade.

4.2.3.1 *Piaractus mesopotamicus*

Observei onivoria no Pantanal em diversas espécies de peixes. O pacu *Piaractus mesopotamicus* é espécie que vive nos alagados, lagoas e corixos pantaneiros na época de cheia e vazante. Na seca ocorrem em lagoas, corixos e leito de rios maiores. Vive em cardumes com grande quantidade de indivíduos, podendo até atingir em alguns casos mais de mil indivíduos, principalmente em corpos de água mais volumosos.

A dieta de *P. mesopotamicus* é baseada em frutos e sementes que afundam ao caírem na água; folhas de partes submersas da vegetação inundada são comidas durante seus movimentos de deriva, bem como podem ser tomadas de partes da vegetação inundada, geralmente em posição frontal; caranguejos e moluscos são caçados no fundo, quando o indivíduo fica com o corpo inclinado e a cabeça voltada para baixo. Peixes são comidos ocasionalmente, o que geralmente ocorre no período em que estão saindo dos alagados junto com outras espécies de pequeno porte, na época da lufada, no mês de maio principalmente. Silva (1985) analisou a dieta do pacu, e constatou, com base em análise do conteúdo estomacal, que é um onívoro que come grande variedade de tipos de alimentos.

Sua onivoria demonstra seu alto grau de oportunismo quanto a exploração dos diferentes tipos de alimentos em várias épocas do ano, o que parece garantir o sucesso na exploração dos recursos ambientais.

4.2.3.2 *Mylossoma paraguayensis* e *M. orbignianum*

Também se destacam neste grupo os pacupevas *Mylossoma paraguayensis* e *M. orbignianum*. Vivem nos mesmos ambientes que *P. mesopotamicus*, porém seus cardumes atingem milhares de indivíduos que se alimentam principalmente de itens que caem na água, como insetos, sementes e frutos obtidos na superfície, os quais abocanham na superfície, ao afundarem ou, ocasionalmente, no substrato de fundo.

4.2.3.3 *Brycon hilarii*

Brycon hilarii, a piraputanga, é outro importante onívoro da região. Vive preferencialmente em águas claras e junto à superfície, em locais de correnteza, mesmo em alagados, mas ocupa áreas marginais de corixos, rios e lagoas do Pantanal. Alimenta-se catando o alimento que cai na água, como frutos, sementes e insetos terrestres, mas também come peixes e outros alimentos de origem animal de modo oportunístico, neste caso explorando toda a coluna da água, inclusive o fundo. Silva (1990) estudou *Brycon hilarii*, caracterizando-a como de regime como onívoro. Alimentação oportunística por *Brycon microlepis* (= *Brycon hilarii*) foi observada por Sabino & Sazima (1999), quando indivíduos de macaco prego, *Cebus apella* (Cebidae), comiam frutos; os restos que caíam na água eram consumidos por piraputangas, que seguiam estes mamíferos nessa atividade, que os autores chamam de "associação alimentar", com benefício para o peixe. Em certa ocasião, observei no rio Cuiabá, piraputangas seguindo a atividade de catar insetos de *Crotophaga major* (Cuculidae) e se beneficiando de partes de insetos ou insetos feridos que caíam na água.

4.2.3.4 Outros exemplos de onivoria

Constatee onivoria também em *Poptella paraguayensis* e *Triportheus nematurus*, a exemplo de como descrito por Miranda Filho (1986).

Os lambaris da subfamília Tetragonopterinae são outros Characidae extremamente oportunistas na exploração de recursos alimentares. *Astyanax abramis* vive em locais rasos em todos os tipos de ambientes do Pantanal. É essencialmente diurno e cata alimentos em toda a coluna da água, tais como sementes, insetos e outros invertebrados, mas também pode

cortar pedaços de algas filamentosas e mordiscar carcaças, principalmente de peixes. Este lambari é muito abundante nos ambientes aquáticos do Pantanal, sendo de extrema importância ecológica, pois é base alimentar para um grande número de predadores, notadamente peixes.

O duro-duro *Bryconops melanurus* tem preferência por águas claras e vive na superfície, geralmente em estreitos corpos de água com certo grau de correnteza. É diurna e explora a superfície da água, catando alimentos que nela caem, tais como: insetos e sementes, principalmente.

O sauá *Tetragonopterus argenteus* vive junto ao fundo, tanto em águas claras como barrentas, com ou sem correnteza, em corixos, rios e pequenos corpos de água formados com a inundação. É peixe que tem atividade crepuscular, mas pode ocasionalmente forragear durante o dia. Come alimentos que vão ao fundo ou nele são encontrados, tais como: sementes, larvas de insetos e outros pequenos invertebrados; por vezes se alimenta de algas filamentosas e pode mordiscar carcaças que estejam no substrato, principalmente de peixes. Estas três espécies de lambaris foram também estudadas por Catarino (1998), que constatou modos de vida semelhantes aos aqui descritos.

As espécies de Anostomidae do gênero *Leporinus* são peixes muito generalistas quanto à alimentação, o que também foi constatado para espécies deste gênero por Taphorn (1992) nos Llanos venezuelanos. Habitam desde locais rasos até mais profundos de corixos e rios, vegetados ou não. *Leporinus friderici*, *L. macrocephalus* e *L. lacustris* são espécies que se concentram embaixo de fruteiras para comerem frutos que caem na água. Esta é uma forma oportunística de aproveitar um recurso, disponível e farto sazonalmente, como é o caso de frutos e sementes.

As espécies de *Leporinus* comem diversos tipos de alimentos, inclusive exploram carcaças de animais mortos, principalmente peixes, e também predam moluscos e crustáceos jovens; *L. macrocephalus* também captura estes invertebrados na fase adulta. Isto é possível porque esta última espécie possui dentição forte, que possibilita quebrar ou mesmo triturar conchas e carapaças. *Leporinus lacustris* é espécie oportunista, que explora o substrato ingerindo pequenos itens e mordiscando os maiores. É de hábito solitário, alimenta-se de larvas de insetos e outros invertebrados, embora ocasionalmente ingira carniça ou belisque nadadeiras e escamas de outros peixes, como descrito em Sazima (1986).

Onivoria pode ser resposta pontual às adversidades do ambiente. Em período de extrema seca, a análise de 30 estômagos de piranha (*Pygocentrus nattereri*), reconhecido piscívoro do Pantanal, segundo Sazima & Machado (1990), revelaram estar repletos de besouros (Coleoptera) e pecíolos de folhas de aguapé, *Eichhornea azurea*, Pontederiaceae. Respostas como esta podem ser utilizadas por outras espécies de peixes do Pantanal, para aproveitar alimento disponível em um momento de pouca disponibilidade do alimento preferencial ou dificuldades para caçar.

4.2.4 Detritivoria

Várias espécies de peixes do Pantanal conseguem seu alimento fossando o substrato de fundo ou nele catando. Entre eles estão peixes que se alimentam da matéria orgânica depositada no substrato de fundo, geralmente restos de vegetais superiores e algas, principalmente, por esse motivo chamados de detritívoros.

Os Curimatidae são exemplos típicos, como *Steindachnerina brevipinna* e *Cyphocharax gilli*, detritívoros que selecionam o alimento ingerido no sedimento (veja discussão sobre o assunto em Sazima & Caramaschi, 1989). Todas as espécies de Curimatidae analisadas revelaram hábitos detritívoros. São peixes que vivem no fundo e em grandes cardumes, explorando áreas restritas no seu entorno, sendo muito sedentárias.

Detritívoro importante do Pantanal, por ser espécie comercial que ocorre em grande quantidade, é o curimatá, *Prochilodus lineatus* (Prochilodontidae). Na vazante esta espécie forma grandes cardumes, que rumam em direção aos grandes cursos de água, semelhante ao descrito para *Prochilodus mariae* dos Llanos venezuelanos (Mago-Leccia, 1970; Reid, 1983). Todo o alimento deste peixe é obtido do lodo de fundo. A coleta do lodo é feita ficando o animal com o corpo inclinado, cabeça voltada para baixo, o que é facilitado por possuir lábios móveis que podem ser arregaçados para abocar ou sugar porções do substrato.

Uma espécie de Cichlidae detritívora, fossadora de fundo, é *Bujurquina vittata*. As observações e conclusões que realizei sobre esta espécie estão do mesmo modo descritas em Machado (1983).

4.3 *Defesa contra predadores*

Predação é um fenômeno conspícuo em ambientes aquáticos do Pantanal, sendo peixes as presas mais freqüentes, devido à sua abundância local (Machado, 1983). Peixes são consumidos por aves (Machado, 1983; Oliveira, 1986; Gonçalves, 1990), outros peixes (Sazima & Machado, 1990), por jacarés (Schaller & Crawshaw, 1982; Olmos & Sazima, 1990), por cobras (Strüssmann & Sazima, 1993) e por ariranha (Sucksdorff, 1985). A predação ocorre de modo mais acentuado no período em que os ambientes aquáticos temporários pantaneiros estão secando e há migração em massa de peixes para corpos de água maiores e perenes.

Adaptações antipredatórias são classificadas por Edmunds (1974) e Keenleyside (1979) como mecanismos de defesa primários, quando presentes na presa mesmo na ausência do predador, e mecanismos de defesa secundários, quando manifestados no confronto da presa com o predador. A primeira categoria diminui a chance do confronto da presa com o predador e a segunda aumenta a possibilidade de sobrevivência da presa após o ataque do predador (Edmunds, 1974). As classificações de Edmunds (1974) e Keenleyside (1979) têm bases comportamentais que, em muitos casos, estão combinados com estruturas do animal, como placas ósseas, espinhos, toxinas, descargas elétricas, mimetismo e camuflagem.

Exemplos de defesas antipredatórias em peixes estão descritos em Cott (1940), Wickler (1968), Edmunds (1974) e Keenleyside (1979). Adaptações defensivas em peixes do Pantanal são descritas por Machado (1983), Sazima (1986), Sazima & Machado (1989; 1990), Machado (1992).

No Pantanal, mecanismos antipredatórios em peixes (Tabela IV) incluem defesas primárias como mimetismo e camuflagem, bem como defesas secundárias, como fuga e

intimidação. Formas mais sofisticadas, como automimetismo descrito para *Astronotus ocellatus* dos Llanos venezuelanos (Winemiller, 1990), é também aplicável para aquilo que observei para *A. ocellatus* no Pantanal. Fuga com nados evasivos, seguidos de refúgio em folhas flutuantes, por *Laetacara dorsigera* (Sazima & Machado, 1989; presente estudo), estão também registrados para *Gambusia affinis* e *Lucania parva*, Cyprinodontiformes da América do Norte (Bayles, 1982).

TABELA IV - Alguns exemplos comuns de defesas antipredatórias adotadas por peixes do Pantanal Mato-Grossense, registrados no presente estudo (algumas indicadas previamente na literatura). Categorias defensivas conforme Edmunds (1974). Arranjo taxonômico como na Tabela I.

Modo defensivo	Espécies	Fonte
Defesa primária		
Camuflagem	<i>Catoprion cf. mento</i>	Sazima, 1988; este estudo
	<i>Hoplias cf. malabaricus</i>	presente estudo
	<i>Hoplerythrinus unitaeniatus</i>	presente estudo
	<i>Loricaria</i> spp.	presente estudo
	<i>Hypostomus</i> spp.	presente estudo
	<i>Trigonectes balzanii</i>	presente estudo
	<i>Crenicichla</i> spp.	Sazima, 1986; Sazima & Machado, 1990; presente estudo
	<i>Astronotus ocellatus</i>	Machado, 1983; presente estudo
	<i>Potamorhaphis eigenmanni</i>	presente estudo
Mimetismo	<i>Piaractus mesopotamicus</i> (juvenis como supostos mímicos de <i>Pygocentrus nattereri</i>)	presente estudo
	<i>Steindachnerina brevipinna</i> , <i>S. nigrotaenia</i> (suposto mímico de <i>Pimelodella gracilis</i>)	Sazima, 1986; este estudo
	<i>Corydoras hastatus</i> (suposto mímico de <i>Serrapinus</i> spp.)	Géry, 1960; Weitzman & Vari 1988; presente estudo
	<i>Bujurquina vitatta</i> (suposto mímico de <i>Satanoperca pappaterra</i>)	Sazima & Machado, 1990; Machado, 1983; presente estudo
	<i>Astronotus ocellatus</i> (auto mimetismo)	Winemiller, 1990; presente estudo
Defesa secundária		
Intimidação (eriçar nadadeiras)	<i>Pimelodella gracilis</i>	presente estudo
	<i>Pimelodus maculatus</i>	presente estudo
	<i>Satanoperca pappaterra</i>	Machado, 1983; presente estudo
	<i>Astronotus ocellatus</i>	Machado, 1983; presente estudo
Retaliação	<i>Satanoperca pappaterra</i>	Sazima & Machado, 1990; presente estudo
	<i>Bujurquina vitatta</i>	Sazima & Machado, 1990; presente estudo

	<i>Crenicichla lepidota</i>	Sazima & Machado, 1990; presente estudo
	<i>Cichlasoma dimerus</i>	Sazima & Machado, 1990; presente estudo
Retro-orientação	<i>Astronotus ocellatus</i>	presente estudo
Fuga com nado evasivo seguido de refúgio em folha flutuante	<i>Laetacara dorsigera</i>	Sazima & Machado, 1989; presente estudo

Portmann (1962) e Edmunds (1974) definem camuflagem como coloração de proteção (assemelhar-se a partes do ambiente), contra predadores visualmente orientados. Camuflagem é modo defensivo muito comum entre os peixes das comunidades no Pantanal (Machado, 1992), havendo casos em que também pode funcionar durante atividade de caça, como descrito para *Astronotus ocellatus* (Machado 1983) e como também observei para *Potamorrhaphis eigenmanni* e *Hoplias cf. malabaricus*.

O peixe-agulha, *Potamorrhaphis eigenmanni*, passa a maior parte do tempo estacionário, junto a pecíolos de aguapé (*Pontederia* spp.) (Fig. 4) e entre tufos de gramíneas, com os quais se confunde. Nesta circunstância, camuflagem funcionaria contra predadores visualmente orientados, como aves diurnas (*Ceryle torquata*, Alcedinidae, *Ardea cocoi*, Ardeidae) e aves crepusculares e noturnas (*Nycticorax nycticorax* e *Cochlearius cochlearius*, Ardeidae). Modo semelhante para se defender de garças noturnas foi descrito para *Strongylura timucu*, peixe-agulha de ambientes marinhos do Sudeste brasileiro (Sazima & Uieda, 1979).

Dentre as espécies que utilizam camuflagem num contexto antipredatório podem ser citadas *H.cf. malabaricus*, *Crenicichla* spp., *Loricaria* spp. e *Hypostomus* spp. Este tipo de camuflagem funcionaria contra predadores que caçam durante o dia, como jovens de *Pseudoplatystoma* spp., ou mesmo aqueles que iniciam a caça no final da tarde (crepúsculo), como o jacaré *Caiman yacare*, este reconhecido como

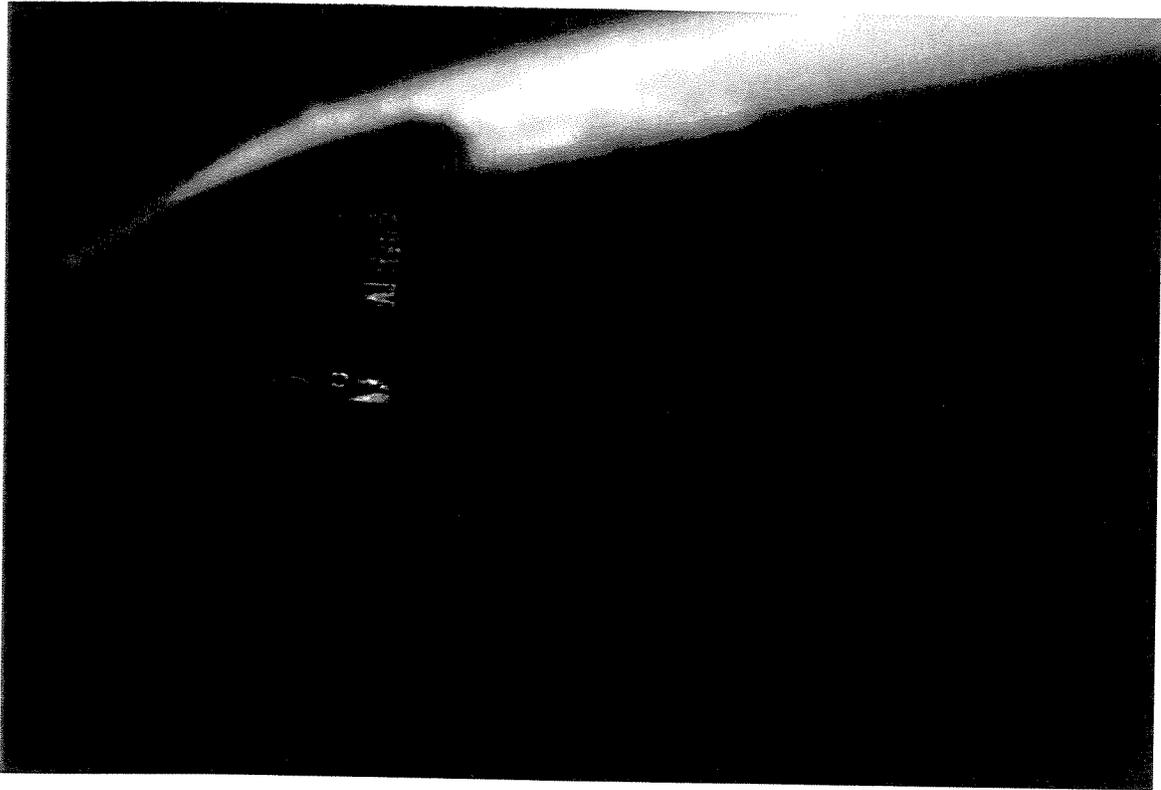


Fig. 4 - *Potamorrhaphis eigenmanni* próximo a ramos da vegetação aquática em postura estacionária. O padrão morfológico do peixe-agulha, associado ao seu hábito de ficar parado, faz com que os indivíduos fiquem crípticos no ambiente .

grande predador de cascudos (Schaller & Crawshaw, 1982). Outra espécie que se utiliza deste expediente em um contexto antipredatório nos seus primeiros três meses de vida é *Acestrorhynchus pantaneiro*. Nesta fase de vida os indivíduos vivem solitários e no meio da vegetação, entre seus ramos, com os quais se confunde em função de seu dorso ser de tons esverdeados como as plantas nas quais se abriga, daí saindo somente para se alimentar de pequenos peixes, mudar de área de forrageamento, ou quando perturbados.

Camuflagem em peixes pantaneiros aparenta ser adaptação para diminuir predação, aumentando as chances de sobrevivência das presas, particularmente no período de vazante, quando a pressão de predação sobre várias espécies de peixes é muito grande (Sazima & Machado, 1990; Machado, 1983). Apesar disso, constatei várias traíras sendo predadas nestas

circunstâncias por aves (cf. Machado, 1983; Oliveira, 1986), ou jacarés e aves oportunísticas como *Polyborus plancus* (Falconidae).

No Pantanal, mimetismo pode estar baseado na riqueza e na complexidade das comunidades em suas lagoas, não sendo, provavelmente, fortuitas algumas das semelhanças encontradas entre peixes (Sazima, 1986). Pough (1988) apresenta uma descrição sobre mimetismo em vertebrados, inclusive peixes, afirmando que algumas das imprecisões no reconhecimento desta adaptação decorrem da incapacidade do homem para detectar os detalhes existentes entre os modelos e seus mímicos.

Os ciclídeos *Satanoperca pappaterra* e *Bujurquina vittata* formam cardumes mistos e os indivíduos nesta circunstância são de tamanhos equivalentes. Ao se alimentarem, de tempo em tempo há alternância das espécies para obterem seus alimentos, ora ficando indivíduos de uma espécie na borda do cardume, ora de outra. Este padrão de comportamento levou Machado (1983) a sugerir ser esta uma associação com funções defensivas e alimentares, podendo a função defensiva ser considerada como “mimetismo social”, de acordo com o discutido por Moynihan (1968, 1981) e Barnard (1979) para bandos multiespecíficos de aves.

Steindachnerina brevipinna e *Pimelodella gracillis* poderiam formar outro par mimético (Sazima, 1986). De tamanho, hábitos e padrão de cor semelhantes ao pimelodídeo *P. gracillis*, o curimatídeo *S. brevipinna* poderia obter benefícios dessa semelhança, já que a primeira espécie possui a capacidade de ferir um predador com seus raios pungentes.

Piaractus mesopotamicus juvenis, além de padrão de cor, possuem contornos corporais e modo de nadar semelhantes a *Pygocentrus nattereri*, quando formando cardumes mistos. Observação semelhante foi feita por Maggo-Leccia (1970), envolvendo *Colossoma* sp. e *Serrasalmus notatus* dos Llanos da Venezuela. No Pantanal *P. nattereri* é espécie carnívora (Sazima & Machado, 1990), que poderia mutilar as nadadeiras do pacu. As

características morfológicas do *P. mesopotamicus* jovem, semelhantes a *P. nattereri*, poderiam reduzir ou deter predação sobre suas nadadeiras, notadamente quando integram o cardume de piranhas em número reduzido de 1 a 3 indivíduos, sendo deste modo mais difícil sua detecção. Este é um pressuposto para que se possa inferir que haja mimetismo envolvido nesta relação (Pough, 1988).

Outro exemplo característico ocorre com *Pyrrhulina australis* (Lebiasinidae), presa potencial de jovens e adultos de *Crenicichla lepidota* (Cichlidae) e *Hoplias cf. malabaricus* (Erythrinidae). Espécie de porte pequeno, esta presa potencial costuma nadar entre indivíduos destes dois predadores, que têm tamanhos equivalentes e morfologia similar. A semelhança de juvenis de algumas presas potenciais com seus predadores é um modo de diminuir ou deter a predação (Mago-Leccia, 1970; Zaret, 1977; Pough, 1988), mas somente válido para espécies que não sejam habitualmente canibais.

Discutindo ser o padrão morfológico caudal de *Astronotus ocellatus* semelhante ao seu padrão morfológico cefálico, Winemiller (1990) sugere que este seja um caso de automimetismo, que ocorre também nesta espécie no Pantanal.

Corydoras hastatus, Callichthyidae, possui reflexos de cor cinza esverdeado, é de porte reduzido (25mm) e nada a meia água durante o dia. Por vezes integra cardumes de Cheirodontinae de porte, cor e modo de nadar semelhante.

Em aquário *C. hastatus* foi observada em cardumes mistos de *Serrapinnus* spp. (Characidae), espécies de cor e dimensões semelhantes, indicando mimetismo (Myers, 1953). Machado (1992) também observou no Pantanal esta espécie nadando entre indivíduos de duas espécies de *Serrapinnus*, misturados a cardumes multiespecíficos de pequenos Characiformes. Ao fazer um estudo de revisão taxonômica e discussão das relações das espécies de *Cheirodon* e *Odontostilbe* (= *Serrapinnus*) do Sudeste da América do Sul,

Malabarba (1988), encontrou em algumas coleções ictiológicas, frascos contendo *Corydoras hastatus*, misturados com exemplares de *Cheirodon* (Luiz Roberto Malabarba, com. pess.). Em algumas ocasiões no campo, somente diferenciei *C. hastatus* das espécies de Characidae quando os manuseei após a coleta, tamanha era a semelhança entre estes peixes.

Aparentemente, o tipo de mimetismo envolvendo *Corydoras hastatus* e espécies de *Serrapinnus* podem ser consideradas como mimetismo numérico (Roberts, 1972; Dafni & Diamant, 1984), definido como associação heterotípica, que protegeria contra predadores. Neste caso, o benefício estaria na existência de baixo índice de predação sobre *C. hastatus*, quando comparado com a predação sobre as duas espécies de Characidae. O mímico no cardume multiespecífico integra-o com número de indivíduos na proporção de 10% do total, desta forma supostamente reduzindo a taxa de predação sobre si.

As formas mais comuns de defesa secundária são: fuga, imobilidade, intimidação, retaliação e retro-orientação (cf. Edmunds, 1974). Observei fuga incomum no nado evasivo (o peixe quando incomodado ou atacado, nada na superfície sem direção definida) que *Laetacara dorsigera* usa para escapar de seus predadores potenciais, conforme descrito em Sazima & Machado (1989), também observada nos Cyprinodontiformes norte-americanos *Gambusia affinis* e *Lucania parva* (Bayles, 1982).

Imobilidade é defesa comum, à noite, em peixes com atividade diurna (Lowe-McConnell, 1964). Espécies de Cichlidae, por exemplo, costumam ficar imóveis, próximo das margens, preferencialmente em locais abrigados, para evitar a predação. Este tipo de comportamento também foi descrito por Machado (1983) e Lowe-McConnell (1964). Exemplos de peixes diurnos do Pantanal que ficam imóveis à noite são: *Bujurquina vittata* e *Satanoperca pappaterra* (Cichlidae) (Fig.5) e *Potamorrhaphis eigenmanni* (Belonidae).

Eriçar de nadadeiras poderia significar, para o predador, que a presa esteja atenta e o seu ataque poderia ser mal sucedido ou, pelo menos, poderia haver confronto, podendo o predador sair ferido, como os numerosos exemplos citados em Lowe-McConnell (1987). Peixes com raios de nadadeiras transformados em espinhos podem representar, para um predador, a possibilidade de ser ferido ao tentar apresá-los. *Pimelodella gracilis* e *Pimelodus maculatus* (Pimelodidae) e *Satanoperca pappaterra* e *Astronotus crassipinnis* (Cichlidae) são espécies que eriçam suas nadadeiras quando percebem a presença de um predador, com presumível efeito intimidatório. Este comportamento foi observado em *P. gracilis* quando piranhas de tamanhos equivalentes tentavam preda suas nadadeiras, principalmente caudal e anal (este estudo) e em *Satanoperca pappaterra* (Machado, 1983) e outros Cichlidae (Sazima & Machado, 1990). Como piranhas possuem o hábito de retirar porções de nadadeiras anal e caudal e, com menor frequência, de dorsal, peitoral e pélvica (Sazima & Machado, 1990), predadores de tamanho equivalentes às presas escolhidas tendem a se afastar nesta circunstância (Curio, 1976).

Pseudoplatystoma spp. adultos podem capturar *Pimelodus maculatus* e outros bagres que apresentam raios duros pungentes nas nadadeiras dorsal e peitorais, que poderiam causar ferimentos aos predadores. Em março de 1990 encontrei um indivíduo de pintado, *P. corruscans* (de 30 quilos), morto, flutuando no rio Cuiabá, que havia ingerido um exemplar de jurupoca, *Hemisorubim platyrhynchos* (de cerca de 2,5 quilos). Os espinhos das nadadeiras peitorais da presa perfuraram estômago e barriga do predador, ficando com as pontas, uma de cada lado, para fora do seu corpo, caso muito semelhante ao de um crocodilo encontrado morto por Lowe-McConnell (1987), com um bagre africano do gênero *Synodontis* atravessado na garganta. Constatei que a jurupoca havia sido ingerida inteira e sua região terminal ainda estava no esôfago do pintado. Este caso poderia ser considerado como um erro

de avaliação do predador em consequência da baixa disponibilidade de presas (cf. Sazima & Martins, 1990), uma vez que a observação foi feita em regiões de cabeceiras, em trechos encachoeirados, onde a abundância e a disponibilidade de presas são baixas. Acredito que na área de inundação do Pantanal, na vazante, fatos como este sejam pouco freqüentes, pois há grande disponibilidade e facilidade de captura de presas como, *Prochilodus lineatus*, Prochilodontidae, *Potamorhina squamoralevis* e *Psectrogaster curviventris*, Curimatidae. Porém, *Phalacrocorax olivaceus* (Phalacrocoracidae), no Pantanal, pode engolir algumas espécies de bagres sem que os espinhos possam feri-lo, do mesmo modo como constatado para *P. africanus*, quando engole algumas espécies de bagres africanos do gênero *Synodontis* (Lowe-McConnell, 1987).

Revidar ao ataque (retaliação) é comportamento que algumas presas utilizam para se defender (Edmunds, 1974). Entre as espécies de peixes do Pantanal, que utilizam este modo de defesa, estão o Cichlidae *Satanoperca pappaterra* (Machado, 1983; Sazima & Machado, 1990) e os Characidae *Roeboides prognathus* (Sazima & Machado, 1982) e *Astyanax abramis* (este estudo). Retaliar serve, pelo menos, para que o eventual predador fique temporariamente desorientado, circunstância aproveitada pela presa para fugir ou esconder-se (este estudo).

Observei *Astronotus ocellatus* (Cichlidae) como única espécie que apresenta retro-orientação como mecanismo de defesa antipredatório. Nadar para trás é um modo de confundir o predador, desta forma podendo se proteger, como ocorre quando se protege de piranhas (Sazima & Machado, 1990). Esta espécie também apresenta automimetismo, semelhante ao descrito por Winemiller (1990) para a mesma espécie nos Llanos venezuelanos. Estas características, juntamente com confronto e intimidação ao eriçar suas

nadadeiras, notadamente a dorsal e anal, aumentam o grau de eficiência defensiva em *A. ocellatus*.

Embora Roberts (1972) e Lowe-McConnell (1987) admitam que placas ósseas sejam armaduras para evitar predação, diversas espécies de cascudos são presas muito consumidas por alguns tipos de predadores do Pantanal. As mandíbulas fortes de jacarés, *Caiman yacare*, e os dentes faríngeos de *Astronotus ocellatus* pode triturar cascudos, fato que também pode constatar para *Pseudoplatystoma* spp. adultos do rio Cuiabá, que continham cascudo loricariídeos no estômago. Estes grandes bagres possuem fortes dentes vomerianos que pode auxiliar no processamento das presas. Fica, então, evidente que para predadores como estes placas ósseas não funcionam como defesas antipredatórias, assim como também não funcionam, por outros motivos, para o biguá *Phalacrocorax olivaceus*, que se alimenta destes tipos de presas.

Os mecanismos defensivos aqui descritos agem de forma conjunta e possivelmente diminuem a forte pressão de predação exercida por animais piscívoros no Pantanal, o que também foi discutido em Machado (1992).

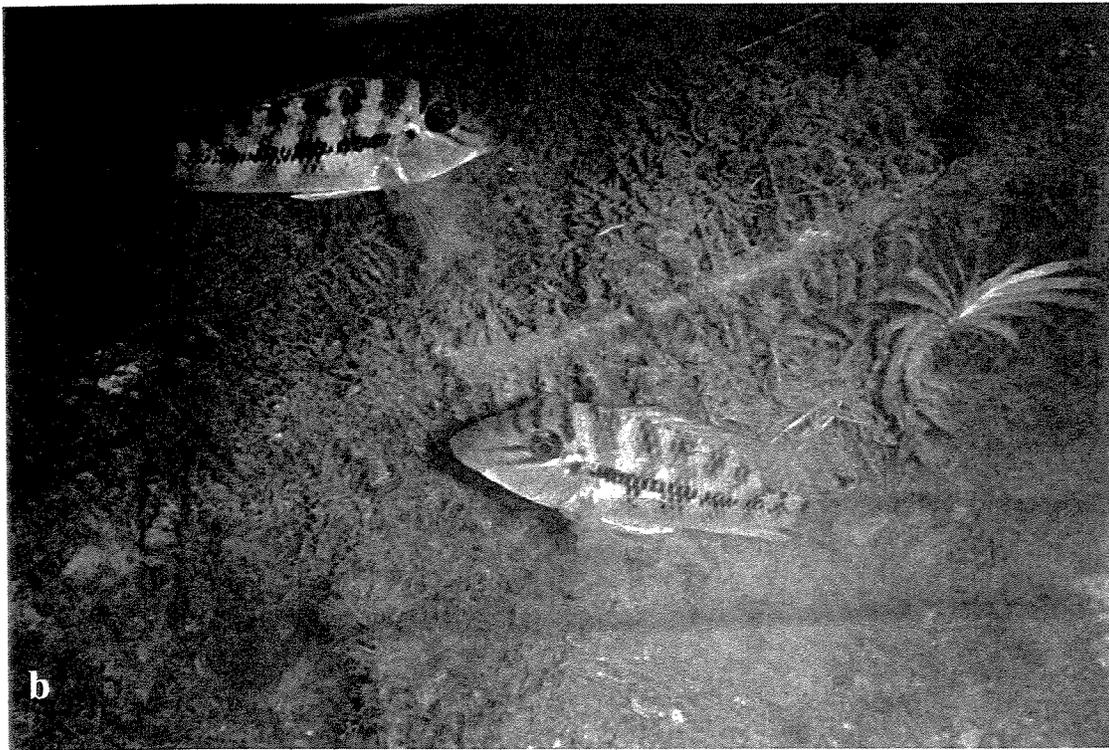


Fig. 5 - a- *Bujurquina vittata* à noite, estacionária na beira de um barranco, local que costuma ficar para "dormir", provavelmente para evitar predadores; b- *Satanoperca pappaterra* em atividade alimentar, à noite também os indivíduos desta espécie têm o hábito de ficar em locais rasos para "dormirem".

4.4 Época de reprodução

Reprodução é assunto pouco abordado em estudos sobre biologia de peixes do Pantanal, apesar da importância que representa para o conhecimento do modo de vida das espécies que o habitam. Há várias espécies de peixes pantaneiros considerados como sendo de piracema (peixes reofílicos), ou seja, peixes que após um período de seca, migram rio acima para se reproduzir. Em seguida à reprodução e após a eclosão dos ovos, as larvas vão para as zonas de inundação para se alimentarem, se protegerem melhor e crescerem. Assim que passa o período de cheia, os peixes se deslocam de volta dos alagados para os corpos de água maiores (calhas dos rios) e iniciam os deslocamentos rio acima, habitando seus ambientes preferenciais, aguardando um novo período de reprodução. Bittencourt & Cox-Fernandes (1990) estudaram espécies de peixes amazônicos e constataram fenômenos semelhantes para aquela região.

Do ponto de vista de que a reprodução de peixes no Pantanal ocorre no período chuvoso, é necessário considerar que neste período se reproduzem principalmente as espécies comerciais, a exemplo de pacu (*Piaractus mesopotamicus*) e pintado (*Pseudoplatystoma corruscans*). Piracema, também conhecida na região como rodada, configura na realidade a atividade de desova ou de fecundação propriamente dita, que ocorre em plena correnteza de rios; o desenvolvimento das larvas e o crescimento dos jovens ocorrem somente nas áreas inundadas. Entretanto, alguns peixes se reproduzem nos alagados: ciclídeos, eritrínídeos, gimnotídeos, alguns siluriformes de diversas famílias e um simbranquídeo.

Um grande percentual das espécies de peixes pantaneiros é considerado como sendo de piracema (peixes reofílicos). Após um período de seca, os peixes migram para os corpos de água maiores; iniciam assim vários deslocamentos, primeiro das áreas alagadas para os rios e depois rio acima. Bittencourt & Cox-Fernandes (1990), afirmaram que migração é uma adaptação dos peixes as condições adversas decorrentes dessas oscilações ambientais da água, aproveitando a abundante fonte de alimentos disponível sazonalmente em diferentes locais.

A maioria, senão todas, das considerações feitas por Bittencourt & Cox-Fernandes (1990), quanto aos deslocamentos realizados por peixes amazônicos, são muito semelhantes aos padrões que ocorrem no Pantanal, particularmente aqueles sobre comportamento reprodutivo, também considerados por Mago-Leccia (1970) e Reid (1983) para peixes dos Llanos da Venezuela.

A “lufada” é aqui definida como a saída dos peixes dos alagados, forçados pela vazante dos alagados, anunciando um novo período de seca. Nesse período, predadores e presas produzem sons característicos ao se debaterem para capturar ou escapar, respectivamente, dando início à subida dos peixes pelos rios, representando ser um primeiro momento da migração reprodutiva. Ela ocorre no final da vazante, quando as águas começam a baixar rapidamente no final do mês de abril e quando aparece no céu a primeira lua cheia do mês de maio. Há um aporte massivo de peixes de todos os tamanhos, procurando a calha dos grandes tributários. O volume de peixes de pequeno porte é muito grande ao sair das zonas de inundação, normalmente por pequenos cursos de água (chamados de "braços") que comunicam lagoas (baías) e rios. O fenômeno tem duração de aproximadamente um mês e durante esse tempo há intensa migração de peixes, com predominância do lambari *Astyanax abramis*; posteriormente outras espécies pequenas também deixam as baías e fica evidente

somente o deslocamento das espécies de grande porte. Ferraz de Lima (1981a,b), observou a lufada no rio Cuiabá e definiu também este evento como a saída dos peixes dos alagados, pelas comunicações que os mesmos têm com as baías e estas com os rios principais. Em algumas baías estes "braços" de comunicação com os rios são perenes.

Semelhante ao observado por Ferraz de Lima (1981a), constatei que no início das chuvas, quando cessa a migração reprodutiva, ocorre a desova. Os indivíduos recém-eclodidos são levados para as zonas inundadas, formadas com as chuvas e o transbordamento dos cursos de água, onde há farta alimentação; enquanto isso os adultos vão para as matas e campos inundados para também usufruírem da farta alimentação. O fenômeno da reprodução se dá nas calhas dos rios, os peixes ficam exaustos, sendo possível tocar alguns indivíduos com as mãos; quando se encontram junto à superfície deixam-se levar pela água, rio abaixo. Nesta situação pude observar *Leporinus macrocephalus*, *Prochilodus lineatus*, *Pseudoplatystoma* spp. e *Pinirampus pinirampu*, que ao serem tocados, imediatamente submergem. Houve casos em que o indivíduo aparentava estar morto, somente submergindo momentos depois. Estas observações indicam que realmente há um grande gasto energético por parte destes peixes no processo reprodutivo.

Os padrões reprodutivos dos peixes reofílicos são definidos pela época de chuvas, que tem seu início no mês de outubro. A partir desta época as primeiras espécies a iniciarem a reprodução são a piraputanga, *Brycon hilarii*, o pacu, *Piaractus mesopotamicus* e os pacupevas, *Mylossoma paraguayensis* e *M. orbignyanum*, dentre outros. Em seguida vêm as espécies de grande porte: o dourado, *Salminus maxillosus*, o pintado, *Pseudoplatystoma corruscans*, o cachara, *P. fasciatum*, principalmente. Esta fase reprodutiva dura todo o período de cheia, declinando no mês de março, até cessar por completo com a vazante e o término das chuvas. Erythrinidae, alguns Siluriformes menores, Cichlidae e Synbranchidae

têm sua reprodução nos sistemas de lagoas, porém, existem muitas espécies que têm seus processos reprodutivos, não só quanto à época, mas também quanto às suas preferências ambientais e fisiologia, totalmente desconhecidos.

4.5 *Conjuntos de peixes do Pantanal*

No Pantanal há grande variedade nos padrões de atividade das espécies de peixes. Há variações sazonais ao longo do ano e variações diurnas, onde o ambiente exerce grande influência no comportamento de cada espécie. Além disso, as espécies exercem outro tipo de pressões ecológicas, entre si, como discutido anteriormente em relação aos predadores.

Predação, por exemplo, pode ser considerada potencialmente como o mais importante fenômeno na estruturação de mecanismos de mediana competição em partilha de recursos da comunidade (Giller, 1984), ou pode, além disso, igualmente exercer efeitos importantes sobre a dinâmica e a distribuição espacial de populações de presas, o que volta a influenciar a função e a estrutura da comunidade (Hughes, 1980). Assim, fica evidente a importância dos fatores biológicos no controle, distribuição e abundância de espécies na região do Pantanal. Giller (1984) admite, porém, que há casos em que a comunidade de peixes em um determinado local não é influenciada por fatores bióticos, apesar de não dizer quais. No Pantanal, fica evidente que há também forte influência de fatores físicos na vida dos peixes, em qualquer de seus períodos sazonais (quantidade de água, luz, temperatura, pH, salinidade, oxigênio dissolvido).

Há espécies de peixes que se alimentam exclusivamente durante o dia e espécies que se alimentam durante a noite, ao passo que outras usam parte das duas fases do ciclo

circadiano. Numerosos exemplos são citados e discutidos em Lowe-McConnell (1964, 1987), ao passo que outros são apresentados por Soares (1979) e Uieda (1984), em estudos mais específicos.

A Fig. 6 mostra algumas espécies diurnas de peixes que ocorrem no Pantanal, e apresentam porte, formato de corpo e hábito distintos; da mesma forma, a Fig. 7 apresenta espécies noturnas. Em ambas as figuras os peixes estão ilustrados em posições que habitualmente ocupam no ambiente. Exemplos adicionais, do Pantanal, sobre exploração de ambientes podem ser encontrados em Machado (1983), Sazima (1983, 1986) e Sazima e Machado (1990).

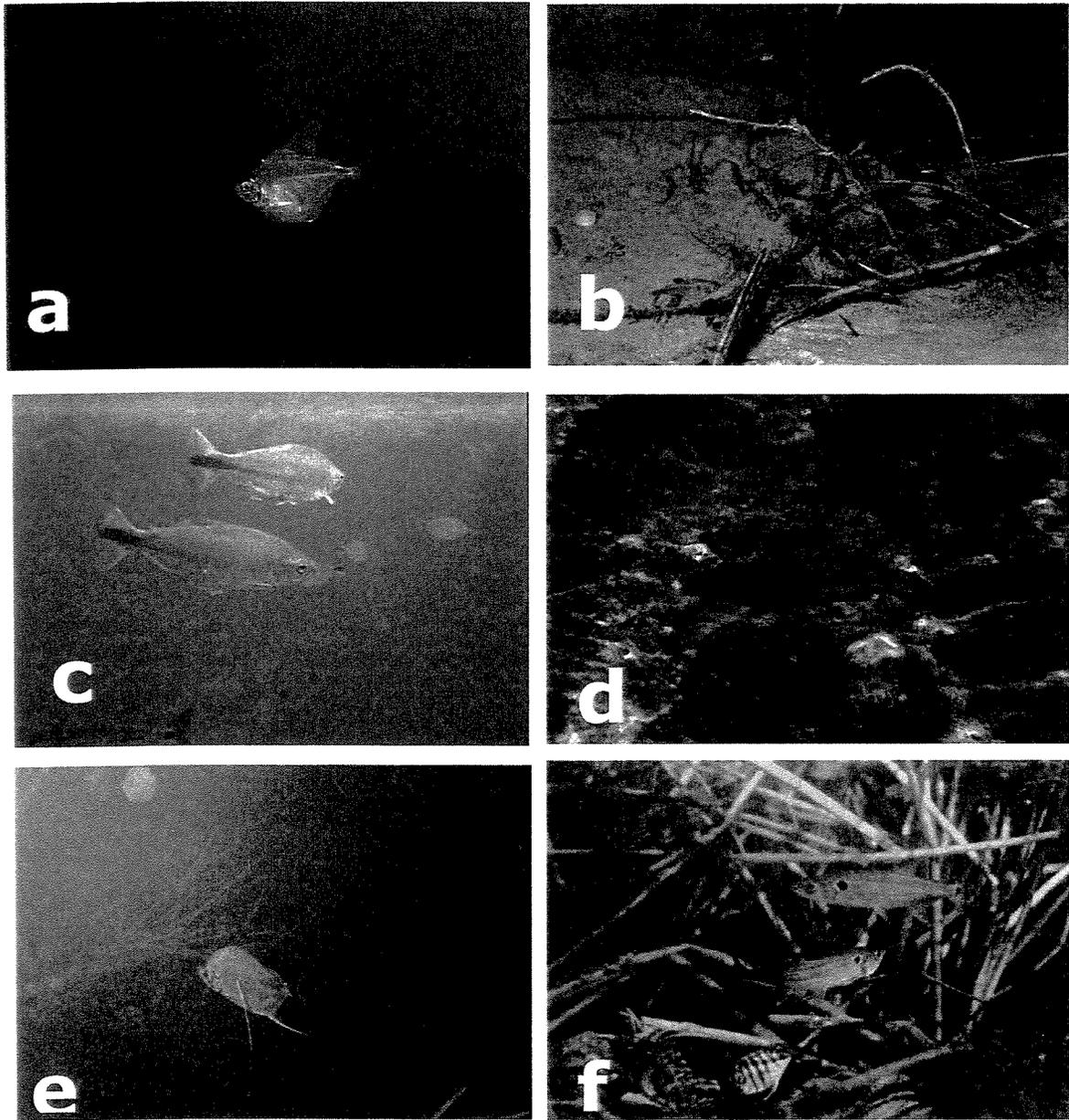


Fig. 6 - Conjunto de peixes diurnos do Pantanal, a - *Poptella paraguayensis* (cerca de 40mm); b - *Hyphessobrycon eques* (cerca de 25mm); c - *Brycon hilarii* (cerca de 200mm); d - *Crenicichla vittata* (cerca de 120mm); e - *Catoprion mento* (cerca de 70mm); f - *Acestrorhynchus pantaneiro* (cerca de 150mm).

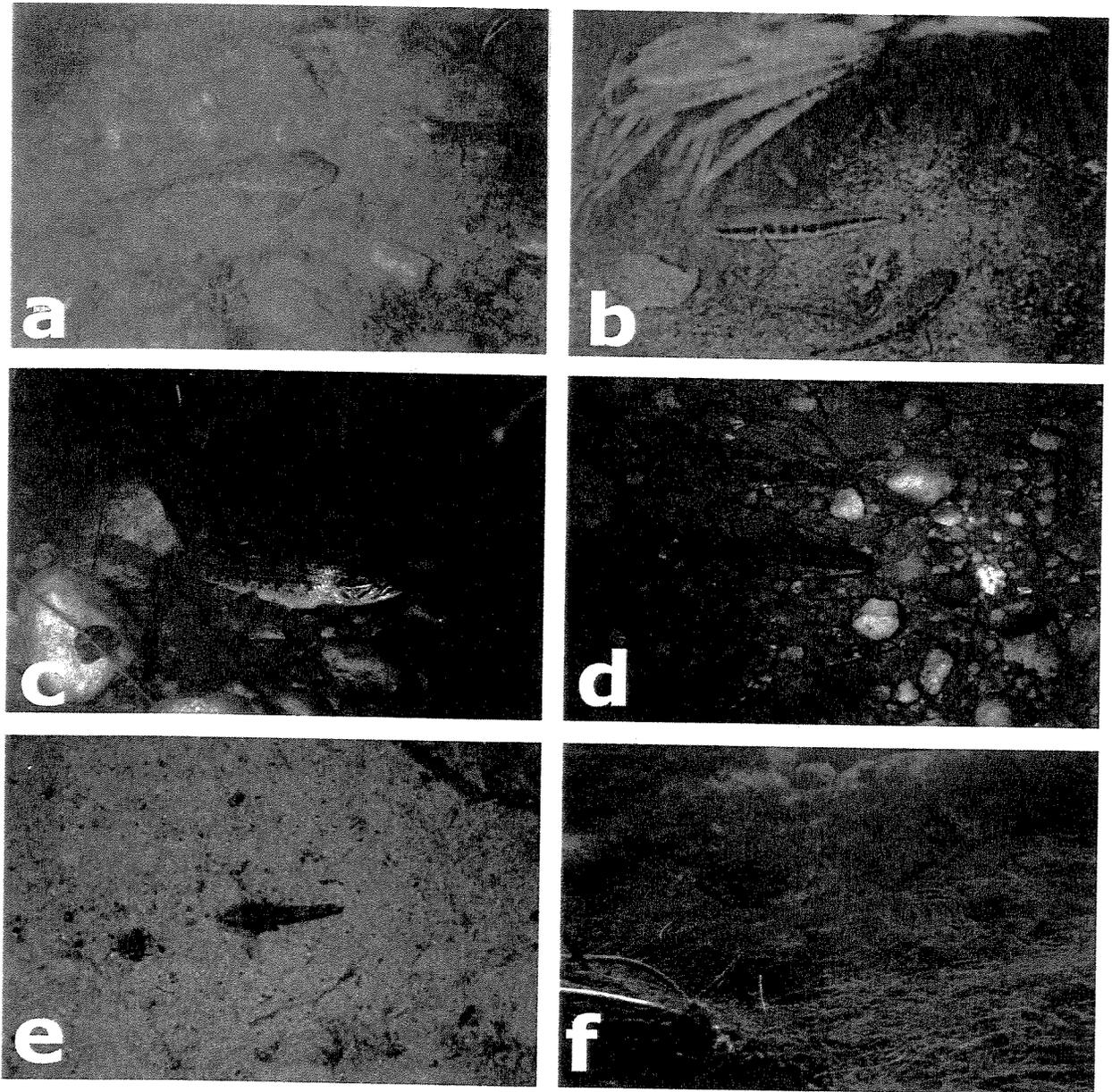


Fig. 7 - Conjunto de peixes crepusculares e noturnos do Pantanal: a- *Hypostomus sp.* (cerca de 130mm - noturno); b- *Crenicichla semifasciata* (cerca de 140mm – crepúsculo matutino e vespertino); c- *Hoplias malabaricus* (cerca de 180mm – crepúsculo vespertino); d- *Pimelodella gracilis* (cerca de 65mm - noturno); e- *Scoloplax empousa* (cerca de 16mm - noturno); f- *Pseudoplatystoma fasciatum* (cerca de 480mm - noturno).

Os conjuntos de peixes dos Llanos da Venezuela são semelhantes aos do Pantanal. Os modos como se organizam para migrar, procurar seus alimentos e ocupar os ambientes são descritos em trabalhos como os de Mago-Leccia (1970), Reid (1983), Winemiller (1990). A ictiofauna de regiões tropicais da América do Sul é complexa e difícil de ser compreendida (Lowe-McConnell, 1967); impressão semelhante à manifestada por Sazima (1986) para o Pantanal. Atributos da comunidade, tais como riqueza de espécies e abundância relativa, são indicadores superficiais da estrutura da comunidade, refletindo as características do ambiente e interações entre espécies que aí vivem. Estrutura de comunidade deveria refletir as adaptações das espécies (várias delas são descritas no presente estudo, entretanto outras necessitam de estudos mais detalhados para melhor compreensão), sendo que a comunidade é mais que a simples combinação das populações coexistentes (Giller, 1984). Neste contexto, um estudo sobre peixes pantaneiros deve levar em consideração aspectos que mostrem as várias interações entre as espécies, e destas com os ambientes e o modo como são explorados.

De modo geral, na ictiofauna do Pantanal mato-grossense há predominância do número de espécies carnívoras no Pantanal, seguidas de onívoras, herbívoras e detritívoras. É provável que esta predominância seja devida às características estacionais dos ambientes pantaneiros, onde os recursos alimentares são abundantes e de fácil obtenção, a exemplo do que ocorre nos Llanos venezuelanos (Winemiller, 1989b).

A maioria dos carnívoros do Pantanal é diurna. Neste conjunto, destacam-se as piranhas *Serrasalmus* spp. e *P. nattereri* (Sazima & Machado, 1990), o peixe-cachorro *Acestrorhynchus pantaneiro*, o acará-açu *Astronotus ocellatus* (Machado, 1983), a raia *P. motoro* (Machado e Biondi, 1987), os ciclídeos *C. lepidota* (Sazima, 1986) e *Satanoperca pappaterra* (Machado (1983) e o peixe agulha *Potamorrhaphis eigenmanni* (Leite, 1999)).

Entre os herbívoros diurnos, os mais comuns são o acará *M. festivus* (Machado, 1983), o pacupeva *M. maculatus* (Sazima, 1986) e cascudos dos gêneros *Hypostomus* e *Loricaria*, carecendo de estudos mais adequados este conjunto de peixes no Pantanal.

Outro conjunto de peixes importante no Pantanal é composto por espécies diurnas onívoras. A mais importante delas, de grande valor comercial, é o pacu, *Piaractus mesopotamicus* (Silva, 1985), seguido da piraputanga, *B. hilarii* (Silva, 1990). Além destes, há os pacupevas *Mylossoma orbignyanum* e *M. paraguayensis*, o piavussu *Leporinus macrocephalus*, a piava *L. friderici*, o ximburé *Schizodon borelli* e os bagres *Pimelodus maculatus* e *P. argenteus*. Espécies de pequeno porte são exemplificadas pelos lambaris *Astyanax abramis* e *Markiana nigrippinnis* e, como em Miranda Filho (1986), o lambari saia-branca *Poptella paraguayensis* e a sardinha de água doce *Triportheus nematurus*, além das pequeníssimas piquiras, com hábitos difíceis de avaliar na comunidade, a exemplo de *Serrapinnus* spp., e *Aphyocharax* spp., quase sempre associadas em cardumes mistos, compostos por numerosas espécies.

Conjuntos noturnos são formados principalmente por predadores. Os grandes bagres *Pseudoplatystoma* spp. caçam ativamente à noite (como já descrito em 4.2, Hábitos alimentares). *Cynopotamus kincaidi* e *Gymnotus carapo* são também espécies de hábitos noturnos, que caçam geralmente próximo da vegetação subaquática ou outros abrigos, deste modo evitando ou diminuindo predação por *Pseudoplatystoma* spp. ou *Caiman yacare* (Schaller & Crawshaw, 1982). Predadores noturnos deslocam-se continuamente ao caçar, pois muitas de suas presas potenciais ficam imóveis, com isso diminuindo as probabilidades de serem descobertas e apresadas (Lowe-MacConnell, 1967). Entretanto, a atividade do predador causa perturbações no ambiente, que, por sua vez, podem determinar o

deslocamento de algumas das presas potenciais, ocasião em que podem ser detectadas e apresadas.

A riqueza dos conjuntos de peixes do Pantanal está relacionada à abundância de alimento, principalmente no período da vazante. Alto grau de produtividade primária no Pantanal foi constatado por Pinto-Silva (1980, 1991) e Da Silva (1990), o que poderia justificar a grande quantidade de espécies de peixes. Algumas espécies de hábitos detritívoros têm grande potencial forrageiro, como discutido no trabalho de Rondon (1990), a exemplo das espécies de Curimatidae ou de *Prochilodus lineatus* (Prochilodontidae), de expressivo valor comercial. Há herbívoros abundantes, como espécies de Loricariidae, Callichthyidae e Cichlidae que, em conjunto com outras espécies potencialmente forrageiras, poderiam explicar o alto grau de carnívoria/piscivoria praticada por numerosas espécies do Pantanal. Muitos dos padrões apresentados aqui para o Pantanal, permitem comparações com os conjuntos de peixes dos Llanos da Venezuela (Winemiller, 1989b).

Os peixes que preferem ambientes lênticos, como as espécies de Cichlidae, Erythrinidae, Curimatidae, Loricariidae, Gymnotiformes, além de Synbranchidae, habitualmente compõem a ictiofauna de lagoas remanescentes do período de cheia. Em várias oportunidades observei que indivíduos migram para corpos de água maiores, como corixos, mas também nestes lugares procuram locais remansosos. Peixes que habitualmente saem para ambientes lóticos são espécies de piracema, que no final do período de vazante deslocam-se em grandes agrupamentos, para os cursos de água maiores. A maioria das espécies migradoras pertence às famílias Characidae e Pimelodidae, mas também há Cynodontidae, Anostomidae, Prochilodontidae e Curimatidae. Este fenômeno foi denominado por Ferraz de Lima (1981a) e Paiva (1984), como "lufada", descrito aqui no capítulo sobre reprodução. Durante o período de permanência dos ambientes aquáticos temporários do Pantanal (cheia e

vazante), há constantes deslocamentos dos peixes de um local para outro, sendo determinados peixes facilmente encontrados onde ocorrem os seus alimentos principais. Com a chegada do período de seca, elas tendem a procurar melhores locais, que permitam a sua sobrevivência na época de estiagem, aguardando os próximos períodos de cheia e vazante.

No pico da época de cheia inicia-se a maturação de vários tipos de frutos (referências em 4.2, Hábitos alimentares), os quais são comidos por vários peixes, muitas vezes com as sementes ou somente procuram suas sementes. Os peixes que assim procedem, têm como orientação os locais ocupados pelas plantas frutificadas. No Pantanal é frequente os pescadores locais procurarem as fruteiras preferidas por algumas espécies de peixes, para capturá-los (cf. Conceição, 1988; Da Silva, 1990; Silva, 1990), como também referido por Goulding (1980) para pescadores na Amazônia.

Nos deslocamentos efetuados na cheia, os peixes frugívoros, são seguidos por várias espécies de predadores. Entre os peixes podemos citar as piranhas, e entre as aves as garças e biguás. Grandes concentrações de espécies animais ficam restritas a pequenas áreas, sendo possível à observação dos deslocamentos dos peixes ao se alimentarem. Mago-Leccia (1970) descreve deslocamentos de peixes em matas inundadas dos Llanos da Venezuela sem, contudo, relacionar este fato com a alimentação. Entretanto, deslocamentos alimentares de peixes amazônicos são descritos por Goulding (1980).

Os conjuntos de peixes do Pantanal apresentam predominância de espécies carnívoras, onde piscívoros ocorrem em grande quantidade, comendo peixes inteiros ou partes (e.g., Sazima & Machado, 1990). Em seguida aos piscívoros, em número de espécies, vêm os peixes que se alimentam de outros animais também abundantes, como caranguejos, camarões e moluscos. É muito provável que também a morfologia do corpo das espécies de peixes predadores e os seus componentes inatos do comportamento alimentar também favoreçam

hábitos piscívoros, mesmo que temporariamente, como exemplificado pelo conjunto de peixes dos Llanos da Venezuela por Winemiller (1989b).

Fica perceptível que no Pantanal os conjuntos de peixes são influenciados principalmente pelo aspecto fortemente sazonal do ambiente. Durante o dia prevalecem carnívoros, seguidos dos onívoros, herbívoros e por último os detritívoros. A maioria das espécies noturnas estudadas é carnívora.

É preciso ressaltar que vários aspectos deste trabalho podem auxiliar futuros estudos de peixes no Pantanal. Apesar de muitas limitações, o trabalho revelou que diversas hipóteses podem ser testadas no campo, nos ambientes aquáticos existentes. Trabalhos deste gênero são importantes, entretanto é também necessário que se investigue muito mais sobre a reprodução dos peixes pantaneiros, que associação com estudos de ecologia, fisiologia e sistemática, poderão indicar caminhos de conservação e preservação para peixes e outros animais deste importante sistema ecológico brasileiro. No Pantanal os peixes assumem papel fundamental para a manutenção do sistema, são importantes fontes de alimento para vários outros tipos de vertebrados, além dos próprios peixes, como é o caso mais evidente das aves piscívoras que dependem dos peixes em todo o seu ciclo de vida.

5 Referências Bibliográficas

- Abdon, M. M., Silva, J. S. V., Pott, V. J., Pott, A. & Silva, M. P.; 1998. Utilização de dados analógicos do Landsat-TM na discriminação da vegetação de parte da Sub-região da Nhecolândia no Pantanal. **Pesq. Agropec. Bras.** **33**: 1799-1813.
- Ab'Saber, N. A.; 1988. O Pantanal Mato-grossense e a teoria dos refúgios. **Revista Brasileira Geografia.** **50(2)**: 9-57.
- Adámoli, J.; 1981. O Pantanal e suas relações fitogeográficas com os cerrados. Discussão sobre o conceito "Complexo do Pantanal". Congresso Nacional de Botânica, Teresina, 1981. **Sociedade Brasileira de Botânica**, **32**: 109-119.
- Adámoli, J.; 1986a. **A dinâmica das inundações no Pantanal.** *In*: Anais do Primeiro Simpósio sobre Recursos Naturais e Sócio-econômicos do Pantanal. Corumbá 1984, Departamento de Difusão de Tecnologia, Documento No. 5. Embrapa, Brasília, Brasil, p. 51-61.
- Adámoli, J.; 1986b. **Fitogeografia do Pantanal.** *In*: Anais do Primeiro Simpósio sobre Recursos Naturais e Sócio-econômicos do Pantanal. Corumbá 1984, Departamento de Difusão de Tecnologia, Documento No. 5. Embrapa, Brasília, Brasil, p. 105-106.
- Alfonsi, R. R. & Camargo, M. B. P.; 1986. **Condições climáticas para a Região do Pantanal Mato-grossense.** *In*: Anais do Primeiro Simpósio sobre Recursos Naturais e Sócio-econômicos do Pantanal. Corumbá 1984, Departamento de Difusão de Tecnologia, Documento No. 5. EMBRAPA, Brasília, Brasil, p. 29-41.
- Alvarenga, S. M., Brasil, A. E., Pinheiro, R. & Kux, H. J. H.; 1984. Estudo geomorfológico aplicado à Bacia do alto Rio Paraguai e Pantanaís Matogrossenses. Boletim Técnico Projeto RADAM/BRASIL. **Série Geomorfologia, Salvador**, **187**: 89-183.

- Antunes, M. P.; 1986. **Diagnóstico da área de estudo-resumo**. *In*: Anais do Primeiro Simpósio sobre Recursos Naturais e Sócio-econômicos do Pantanal. Corumbá 1984, Departamento de Difusão de Tecnologia, Documento No. 5. EMBRAPA, Brasília, Brasil, p. 207-227.
- Araújo, V. A., 1986. **Aspecto da biologia de caranguejos Trichodactylidae (Crustacea, Decapoda) no Pantanal de Mato Grosso**. Cuiabá, 1986 (Monografia-Especialização), Universidade Federal de Mato Grosso, Departamento de Biologia. 52 pp.
- Barnard, C. J., 1979. Predation and the evolution of social mimicry in birds. *Am. Nat.*, **113** (4): 613-19.
- Bayles, J. R.; 1982. Unusual escape response by two Cyprinodontiform fish, and a bluegill predator's counterstrategy. *Copeia*, **1982**: 455-57.
- Beaumord, A. C. & Petreire Jr., M., 1994. Fish communities of Manso river, Chapada dos Guimarães, MT, Brazil. *Acta Biol. Venez.*, **15** (2): 21-35.
- Bittencourt, M. M. & Cox-Fernandes, C., 1990. Peixes migradores sustentam pesca comercial. *Ciência Hoje*, **11** (64): 20-24.
- Bohlke, J. E., Weitzman, S. H. & Menezes, N. A., 1978. Estado atual da sistemática dos peixes de água doce da América do Sul. *Acta Amazônica*, **8** (4): 657-677.
- Britski, H. A., Silimon, K. Z. S. & Lopes, B. S.; 1999. **Peixes do Pantanal. Manual de Identificação**. Brasília: Embrapa-SPI; Corumbá: Embrapa-CPAP, 184p.: il.
- Brown Junior, K. S., 1986. **Zoogeografia da região do Pantanal Mato-Grossense**. *In*: Anais do Primeiro Simpósio sobre Recursos Naturais e Sócio-econômicos do Pantanal. Corumbá 1984, Departamento de Difusão de Tecnologia, Documento No. 5. Embrapa, Brasília, Brasil, p. 137-178.

- Buck, S. M.; 1994. História natural de uma comunidade de cascudos (Loricariidae) na Mata Atlântica: habitat, atividade e alimentação. Rio Claro, 1994 (Dissertação - Mestrado) Universidade Estadual Paulista. 64 pp.
- Caramaschi, E. M. P., 1979. **Reprodução e alimentação de *Hoplias malabaricus* (Bloch, 1974) na represa do rio Pardo (Botucatu, SP) (Osteichthyes, Cypriniformes, Erythrinidae).** São Carlos, 1979 (Dissertação - Mestrado), Universidade Federal de São Carlos, Departamento de Ciências Biológicas. 144 pp.
- Carvalho, N. O.; 1986. **Hidrologia da Bacia do Alto Paraguai.** In: Anais do Primeiro Simpósio sobre Recursos Naturais e Sócio-econômicos do Pantanal. Corumbá 1984, Departamento de Difusão de Tecnologia, Documento No. 5. EMBRAPA, Brasília, Brasil, p. 43-50.
- Castello, H. P., 1975. Hunting for freshwater stingrays. **Trop. Fish. Hobb.**, **23** (12): 19-34.
- Catarino, M. F.; 1998. Modo de vida e alimentação de três espécies sintópicas de Tetragonopterinae - Characidae, no Pantanal Mato-grossense. Cuiabá, 1998 (Monografia - Graduação). Universidade Federal de Mato Grosso, Instituto de Biociências. 23 pp.
- Catella, A. C.; 1992. **Estrutura da comunidade e alimentação de peixes da baía da Onça, uma lagoa do Pantanal do rio Aquidauana, MS.** Campinas, 1992 (Dissertação - Mestrado). Universidade Estadual de Campinas, São Paulo. 215pp.
- Catella, A. C. & Petrere, M. 1998. Body-shape and food habits of fish from Baía da Onça, a Pantanal flood plain lake, Brazil. **Verh. Internat. Verein. Limnol.**, **26**: 2203-2208.
- Conceição, D. N., 1988. **Importância dos frutos de *Mouriri acutiflora* Naud. (Melastomataceae) na alimentação de peixes do Pantanal de Mato Grosso.** Cuiabá, 1988 (Monografia - Especialização), Universidade Federal de Mato Grosso, Departamento de Biologia. 37 pp.

- Cott, H. B., 1940. **Adaptative coloration in animals**. Methuen, London.
- Curio, E., 1976. **The ethology of predation**. Springer-Verlage, Berlin. 249pp.
- Dafni, J. & Diamant, A., 1984. School-oriented mimicry, a new type of mimicry in fishes. **Mar. Inçou. Prog. Ser.**, 20: 45-50.
- Da Silva, C. J., 1990. **Influência da variação do nível d'água sobre a estrutura e funcionamento de uma área alagável do Pantanal Matogrossense (Pantanal de Barão de Melgaço, Município de Santo Antônio de Leverger e Barão de Melgaço-MT)**. São Carlos, 1990 (Tese - Doutorado), Universidade Federal de São Carlos, Departamento de Ciências Biológicas. 251 pp.
- Edmunds, M., 1974. **Defence in animals: a survey of anti-predator defences**. Longman, Harlow. 357 pp.
- Ferraz de Lima, J. A., 1981a. A pesca no Pantanal de Mato Grosso (rio Cuiabá: biologia e ecologia pesqueira). *In*: II CONBEP, Recife, PE. *Anais...* pp. 503-516.
- Ferraz de Lima, J. A., 1981b. A pesca no Pantanal de Mato Grosso (rio Cuiabá: aspectos da produção pesqueira). *In*: II CONBEP, Recife, PE. *Anais...* pp. 517-529.
- Ferreira, E. J. G., 1981. **Alimentação dos adultos de doze espécies de ciclídeos (Perciformes, Cichlidae) do rio Negro, Brasil**. Manaus, 1981 (Dissertação - Mestrado), Fundação Universidade do Amazonas - INPA. 254 pp.
- Fink, W. I. & Fink, S. V., 1978. A Amazônia Central e seus peixes. Supl. **Acta Amazônica**, 8 (4): 19-42.
- Fryes, G. & Iles, T. D., 1972. **The cichlid fishes of the Great Lakes of Africa: their biology and evolution**. Neptune City, T. F. H. 641 pp.
- Giller, P. S., 1984. **Community structure and the niche**. Chapman and Hall, London. 176 pp.

- Gonçalves, A. C., 1990. **Hábitos alimentares de *Busarellus nigricollis* (Accipitridae) no Pantanal de Poconé-MT.** Cuiabá, 1990 (Monografia - Especialização), Universidade Federal de Mato Grosso, Departamento de Biologia. 29 pp.
- Gottsberger, G., 1978. Seed dispersal by fish in the inundated regions of Humaitá, Amazônia. **Biotropica**, **10** (3): 170-183.
- Goulding, M., 1980. **The fishes and the forest: explorations in Amazonian natural history.** University of California Press. Berkeley. 280 pp.
- Goulding, M. & Carvalho, M. L., 1984. Ecology of Amazonian needlefishes (Belontiidae). **Revta. bras. Zool.**, **2** (3): 99-111.
- Goulding, M., Carvalho, M. L. & Ferreira, E. G., 1988. **Rio Negro, rich life in poor water - Amazonian diversity and foodchain ecology as seen through fish communities.** The Hague: SPB Academic Publishing. 200 pp.
- Hamilton, S. K., Sippel, S. & Melack, J.; 1996. Inundation patterns in the Pantanal wetland of South America determined from passive microwave remote sensing. **Archiv für Hydrobiologie**, **137** (1): 1-23.
- Hynes, H. B. N.; 1950. The food of fresh-water sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* and *Pygosteus pungitius*), with a review of methods used in studies of the food of fishes. **J. Anim. Ecol.**, **19**: 36-57.
- Hughes, R. N., 1980. **Predation and community structure.** *In*: J. Price et al (eds) The shore environment. vol. 2, Ecosystems, Syst. Assoc. special volume, 17, Academic Press, London, pp. 699-728.
- Jimenez-Rueda, J. R., Pessotti, J. E. S. & Mattos, J. T.; 1998. Modelo para o estudo da dinâmica evolutiva dos aspectos fisiográficos dos pantanais. **Pesq. Agropec. Bras.**, **33**: 1763-1773.

- Junk, W. J.; 1993. **Wetlands of tropical South America**. *In*: Whigham, D. F.; Dyrigova, D.; Hejny, S., eds. Wetlands of the world: Dordrech: inventory ecology and management. Kluwer Academic, pp 679-739.
- Junk, W. J. & Da Silva, C. J.; 1996. **O conceito de pulso de inundação e suas implicações para o Pantanal de Mato Grosso**. *In*: Simpósio Sobre Recursos Naturais e Sócio Econômicos do Pantanal: II. Corumbá. *Anais...*Brasília: Embrapa. pp 17-28.
- Junk, W. J., Da Silva, C. J., Wantzen, K. M., Nunes da Cunha, C. & Nogueira, F. The Pantanal of Mato Grosso: status of ecological research, actual use, and management for sustainable development. (No prelo).
- Keenleyside, M. H. A., 1979. **Diversity an adaptation in fish behaviour**. Springer-Verlage, Berlin. 208 pp.
- Knöppel, H. A., 1970. Food of Central Amazonian fishes; contribution to the nutrient-ecology of Amazonian rain forest streams. *Amazoniana*, **2** (3): 257-352.
- Leite, C. M.C., 1999. Ocupação de habitat e modo de vida do peixe -agulha, *Potamorrhaphis eignmanni*. (Belonidae-Pisces). Cuiabá, 1999 (Monografia - Graduação). Universidade Federal de Mato Grosso, Instituto de Biociências. 27p.
- Lehner, P. N., 1979. **Handbook of ethological methods**. Garland STPM Press, New York. 403 pp.
- Lowe-McConnell, R. H., 1964. The fishes of the Rupununi savana district of British Guiana, South America. Part I. Ecological groupings of fish species and effects of the seasonal cycle on the fish. *L. Linn. Soc. Zool.*, **45** (304): 103-144.
- Lowe-McConnell, R. H., 1967. Some factors affecting fish populations in Amazonian Waters. *Atas Simp. Biota Amazônica*, **7**: 177-186.

- Lowe-McConnell, R. H.; 1975. **Fish Communities in Tropical Freshwaters Distribution, Ecology and Evolution.** London: Longman.
- Lowe-McConnell, R. H., 1987. **Ecological studies in tropical fish communities.** Cambridge University Press, Cambridge. 382 pp.
- Machado-Allison, A. & Garcia, C., 1986. Food habits and morphological changes during ontogeny in three Serrasalmin fish species of the Venezuelan floodplains. **Copeia**, 1986: 193-96.
- Machado, F. A., 1983. **Comportamento e hábitos alimentares de quatro espécies de Cichlidae (Teleostei) no Pantanal Matogrossense.** Campinas, 1983 (Dissertação - Mestrado), Universidade Estadual de Campinas, Departamento de Zoologia. 80 pp.
- Machado, F. A., 1986. Táticas diurnas de caça de *Pseudoplatystoma* spp. jovens no Pantanal de Mato Grosso (Osteichthyes, Pimelodidae). **In:** XIII Congresso Brasileiro de Zoologia, Cuiabá, MT, Resumos.
- Machado, F. A.; 1992. Defesas antipredatórias em peixes no Pantanal. **In:** Congresso Latino-americano de Zoologia, Belém, Pará, Resumos.
- Machado, F. A. & Biondi, P. M., 1987. Hábitos e comportamento alimentar de *Potamotrygon motoro* no Pantanal Matogrossense. **In:** XIV Congresso Brasileiro de Zoologia, Juiz de Fora, MG, Resumos.
- Machado, F. A. & Sazima, I., 1983. Comportamento alimentar do peixe hematófago *Branchioica bertonii* (Siluriformes, Trichomycteridae). **Ciênc. Cult.**, 35 (3): 344-348.
- Machado, F. A. & Sazima, I., 1992, Atividade de caça em peixes Erythrinidae: *Hoplias malabaricus* e *Hoplerythrinus unitaeniatus* no Pantanal. **In:** Congresso Latino-americano de Zoologia, Belém, Pará.

- Mago-Leccia, F., 1970. Estudios preliminares sobre la ecología de los peces de los Llanos de Venezuela. **Acta Biol. Venez.**, 7 (1): 71-102.
- Malabarba, L. R.; 1988. **Revisão taxonômica e discussão das relações das espécies de *Cheirodon* Girard, 1854 e *Odontostilbe* Cope, 1870 do Sudeste da América do Sul (Pisces: Characiformes: Characidae)**. Porto Alegre, 1988 (Dissertação - Mestrado), Pontifícia Universidade do Rio Grande do Sul, Instituto de Biociências. 321 pp.
- Mato Grosso do Sul; 1990. **Atlas multireferencial**. Secretaria de Planejamento e Coordenação geral, convênio Governo do Estado e Fundação IBGE, Campo Grande, 28pp.
- Menezes, N. A., 1969. The food of *Brycon* and three closely related genera of the Tribe Acestrorhynchini. **Papéis Avulsos Zool.**, 22 (20): 217-223.
- Menezes, N. A., 1988. **Aquatic life in the Pantanal of Mato Grosso, Brazil, with special reference to fishes**. *In*: G. H. Darlymple; W. F. Lotus & F. S. Bernardino, Jr (ed) Wildilife in the Everglades and Latim American Wetlands, Proc. 1 st. Everglades Nat. Park Symp., Fl. Int. Univ., Miami.
- Miranda Filho, A. F., 1986. **"Considerações sobre os hábitos alimentares de *Poptella orbicularis* e *Triportheus angulatus*, espécies do Pantanal de Poconé, Mato Grosso"**. Cuiabá, 1986 (Monografia - Especialização), Universidade Federal de Mato Grosso, Departamento de Biologia. 23 pp.
- Moynihan, M., 1968. Social mimicry: character convergence versus character displacement. **Evolution**, 22 (2): 315-331.
- Moynihan, M., 1981. The coincidence of mimics and other misleading coincidences. **Am. Nat.**, 117: 372-378.

- Myers, G. S., 1953. A note on the habits and classification of *Corydoras hastatus*. **Aquarium Journal**, **24** (11): 168-270.
- Nelson, J. S., 1994. **Fishes of the world**. 3d ed. Wiley, New York, 600 pp.
- Nico, L. G., 1990. Feeding chronology of juvenile piranhas, *Pygocentrus notatus*, in the Venezuelan Llanos. **Env. Biol. Fish.**, **29**:51-57.
- Nico, L. G. & Taphorn, D. C., 1985. Diet of *Acestrorhynchys microlepis* (Pisces: Characidae) in the low Llanos of Venezuela. **Copeia**, **1985**: 794-96.
- Nico, L. G. & Taphorn, D. C., 1986. Those bitin fish from South America. **Trop. Fish. Hobb.**, **34** (4) : 24-27, 30-34, 36, 40-41, 56-57.
- Nico, L. G. & Taphorn, D. C., 1988. Food habits of piranhas in the low Llanos of Venezuela. **Biotropica**, **20** (4): 311-21.
- Northcote, T. G., R. G. Northcote & M. S. Arcifa., 1986. Differential cropping of the caudal fin lobes of prey fishes by the piranha, *Serrasalmus spilopleura* Kner. **Hydrobiologia**, **141**: 199-205.
- Northcote, T. G., M. S. Arcifa & O. Froehlich., 1987. Fin feeding by the piranha (*Serrasalmus spilopleura* Kner): the cropping of a novel renewable resource. **Proc. 5th Congr. Europ. Ichthyol., Stockholm 1985**. **1987**: 133-143.
- Nunes da Cunha, C.; 1990. **Estudos florístico e fitofisionômico das principais formações arbóreas do Pantanal de Poconé - Mato Grosso**. Campinas, 1990 (Dissertação - Mestrado), Universidade Estadual de Campinas, Departamento de Morfologia e Sistemática Vegetais. 141 pp.
- Nunes da Cunha, C.; 1998. **As comunidades Arbustivo-Arbóreas de Capão e de Diques Marginais no Pantanal de Poconé-Mt: Caracterização e Análise de Gradiente**. São Carlos, 1998 (Tese - Doutorado), Universidade Federal de São Carlos. 240pp.

- Nunes da Cunha, C., Prado, A. L. & Rawiel, P.; 1996. **Mapa da vegetação do Pantanal de Mato Grosso, Parte I, Norte de Poconé.** Impresso Fachhochschule Karlsruhe, Alemanha.
- Oliveira, D. M. M., 1986. **Algumas estratégias de caça do tuiuiú *Jabiru mycteria* (Ciconiidae-Aves) no Pantanal Matogrossense.** Cuiabá, 1986 (Monografia-Especialização), Universidade Federal de Mato Grosso, Departamento de Biologia. 17 pp.
- Paiva, M. P., 1984. **Aproveitamento de recursos faunísticos do Pantanal de Mato Grosso: pesquisas necessárias e desenvolvimento de sistemas de produção mais adequados à região.** Embrapa-DPP, Brasília. 71pp.
- PCBAP; 1997. **Plano de Conservação da bacia do Alto Paraguai/Pantanal (ed.) Diagnóstico dos Meios Físico e Biótico. Meio Biótico. Vol. II, Tomo III.** Ministério do Meio Ambiente, dos Recursos Hídricos e da Amazônia Legal, 400p.
- Penha, J. M. F.; Silva, A. J., 1988. Aspectos da alimentação de *Raphiodon vulpinus* Agassiz, 1829 proveniente do corixo Croará Pantanal de Paiaguás, Barão de Melgaço, MT. *In:* XV Congresso Brasileiro de Zoologia, Curitiba, PR, Resumos. p. 378.
- Pianka, E. R., 1978. **Evolutionary ecology.** 2. ed. Harper & Row, New York. 397 pp.
- Pinho, J. B., 1990. **Hábitos alimentares de *Rostrhamus sociabilis* (Aves: Accipitridae) no Pantanal de Mato Grosso.** Cuiabá, 1990 (Monografia-Especialização), Universidade Federal de Mato Grosso, Departamento de Biologia. 30 pp.
- Pinto-Silva, V., 1980. **Variações diurnas de fatores ecológicos em quatro lagos naturais do "Pantanal Matogrossense" e seu estudo comparativo com dois lagos da Amazônia Central e um lago artificial (Represa do Lobo, "Broa", São Carlos, SP).**

- São Carlos, 1980 (Dissertação - Mestrado), Universidade Federal de São Carlos, Departamento de Ciências Biológicas. 281 pp.
- Pinto-Silva, V., 1991. "**Variação diurna dos principais parâmetros limnológicos nos lagos Recreio e Buritizal - Pantanal Mato-grossense, Barão de Melgaço, MT**". São Carlos, 1990 (Tese - Doutorado), Universidade Federal de São Carlos, Departamento de Ciências Biológicas. 126 pp.
- Ponce, V. M., 1995. Impacto hidrológico e ambiental da hidrovia Paraná-Paraguai no Pantanal Matogrossense – um estudo de referência. San Diego State University, San Diego, California. 134 pp.
- Portmann, A., 1962. **Animal camouflage**. Michigan Press, Michigan. 111 pp.
- Pott, A. & Pott, V. J., 1994. **Plantas do Pantanal, Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, Centro de Pesquisa Agropecuária do Pantanal**. Corumbá, MS: Embrapa-SPI, 320p.
- Pott, A. & Pott, V. J.; 1996. **Flora do Pantanal - Listagem atual de Fanerógamas**. *In: Anais II Simpósio sobre Recursos Naturais e Sócio-econômicos do Pantanal*. Manejo e Conservação, Corumbá: Embrapa Pantanal. p. 297-325.
- Pott, V. J. & Pott, A.; 1997. Checklist das macrófitas aquáticas do Pantanal, Brasil. **Acta Bot. bras.** 11(2): 215-227.
- Potts, G. W., 1983. **The predatory tactics of *Caranx melampygus* and the response of its prey**. *In: D.L.G. Noakes et al (eds.) Predators and prey in fishes*, Dr. W. Junk, Publishers, the Hague. pp. 181-191.
- Pough, F. H., 1988. Mimicry of vertebrates: are the rules different? **Am. Nat.**, 131 (supplement): 67-102.

- Prance, G. T. & Schaller, G. B., 1982. Preliminary study of some vegetation types of the Pantanal, Mato Grosso, Brazil. **Brittonia**, **34** (2): 228-51.
- Radam-Brasil, Ministério das Minas e Energia. Brasil; 1982. **Folha SE-21, Corumbá e parte da Folha SE-20**. Rio de Janeiro, RJ, 448pp.
- Reid, S., 1983. La Biología de los bagres rayados *Pseudoplatystoma fasciatum* y *P. tigrinum* en la cuenca del río Apure, Venezuela. **Revista Unellez de Ciencia y Tecnología**, **1** (1): 12-41.
- Reis, S. L. A., 1988. **Biología e ecología de camarões de água doce da família Palaemonidae (Decapoda-Crustacea) no Pantanal de Poconé-MT**. Cuiabá, 1988 (Monografia - Especialização), Universidade Federal de Mato Grosso, Departamento de Biología. 83 pp.
- Ricklefs, R. E., 1979. **Ecology**. 2. ed. Chiron Press, New York. 966pp.
- Roberts, T. R., 1972. Ecology of fishes in the Amazon and Congo Basins. **Bull. Mus. Comp. Zool.**, **143** (2): 117-147.
- Rondon, A. S., 1990. **Composição ictiofaunística e importância do "sistema sangradouro Croará - baía Acurizal - áreas Alagáveis" como criadouros naturais de peixes no Pantanal de Barão de Melgaço-MT**. Cuiabá, 1990 (Monografia - Especialização), Universidade Federal de Mato Grosso, Departamento de Biología. 55 pp.
- Sabino, J. & Castro, R. M. C., 1990. Alimentação, período de atividade e uso de espaço dos peixes de um riacho da Floresta Atlântica (sudeste do Brasil). **Revta. Bras. Biol.**, **50**: 23-36.
- Sabino, J. & Sazima, I. 1999. Association between fruit-eating fish and foraging monkeys in western Brasil. **Ichthyol. Explor. Freshwaters**, **10** (4): 309-312.

- Saul, W. G., 1975. An ecological study of fishes at a site in upper Amazonian Ecuador. **Proc. Ac. Nat. Sci. Philadelphia**, **127** (12): 93-134.
- Sazima, I., 1983. Scale-eating in characoids and other fishes. **Env. Biol. Fish.**, **9** (2): 87-101.
- Sazima, I., 1986. Similarities in feeding behaviour between some marine and freshwater fishes in two tropical communities. **J. Fish Biol.**, **29**: 53-65.
- Sazima, I., 1988. Territorial behaviour in a scale-eating and an herbivorous Neotropical Characiform fish. **Revta Bras. Biol.**, **48** (2): 189-194.
- Sazima, I. & Caramaschi, E. P., 1989. Comportamento alimentar de duas espécies de *Curimata*, sintópicas no Pantanal de Mato Grosso (Osteichthyes, Characiformes). **Revta. Bras. Biol.**, **49** (2): 325-333.
- Sazima, I. & Machado, F. A., 1982. Hábitos e comportamento de *Roeboides prognathus*, um peixe lepidófago (Osteichthyes, Characoidei). **Bolm. Zool., Univ. S. Paulo**, **7**: 37-56.
- Sazima, I. & Machado, F. A., 1989. Melhor no seco que na água: uma tática defensiva do peixe *Laetacara dorsigera* (Cichlidae). **Ciênc. Cult.** **41** (10): 1014-1016.
- Sazima, I. & Machado, F. A., 1990. Underwater observations of piranhas in western Brazil. **Env. Biol. Fish.**, **28**: 17-31.
- Sazima, I., Machado, F. A. & Zuanon, J. 2000. Natural history of *Scoloplax empousa* (Scoloplacidae), a minute spiny catfish from the Pantanal wetlands in western Brazil. **Ichthyol. Explor. Freshwaters**, **11** (1): 89-95.
- Sazima, I. & Martins, M., 1990. Presas grandes e serpentes jovens: quando os olhos são maiores que a boca. **Mem. Inst. Butantan**, **52** (3): 73-79.
- Sazima, I & Pombal-Jr., J. P., 1988. Mutilação de nadadeiras em acarás, *Geophagus brasiliensis*, por piranhas, *Serrasalmus spilopleura*. **Revta. Bras. Biol.**, **48** (3): 477-83.

- Sazima, I. & Uieda, V. S., 1979. Is the night-time resting behavior of young needlefish an example of nocturnal disguise? **Biotropica**, **11** (4): 308-309.
- Sazima, I. & Zamprogno, C., 1985. Use of water hyacinths as shelter, foraging place, and transport by young piranhas, *Serrasalmus spilopleura*. **Env. Biol. Fish.**, **12** (3): 237-40.
- Schaller, G. B. & Crawshaw, Jr. P. G., 1982. Fishing behavior of Paraguayan caiman (*Caiman crocodilus*). **Copeia 1982**: 66-72.
- Schessl, R. M. T. M.; 1996. **Comportamento de algumas variáveis limnológicas num ciclo nictimeral e anual, na baía Acurizal, Pantanal Mato-grossense, Barão de Melgaço, MT, Brasil**. Cuiabá 1992 (Dissertação de Mestrado), Universidade Federal de Mato Grosso, Instituto de Biociências, 77pp.
- Silva, A. J., 1985. **Aspectos da alimentação do pacu adulto *Colossoma mitrei* (Berg. 1985) Pisces, Characidae, no Pantanal de Mato Grosso**. Rio de Janeiro, 1985 (Dissertação - Mestrado), Universidade Federal do Rio de Janeiro, Departamento de Zoologia. 118 pp.
- Silva, A. J.; Silva, I. A.; Rodrigues, M. C.; Marques, J. C. & Menezes, N.A., 1984. Nota preliminar sobre a alimentação do pintado *Pseudoplatystoma corruscans* (Agassiz, 1829) no Pantanal de Mato Grosso. **In**: XI Congresso Brasileiro de Zoologia, Belém, PA, Resumos.
- Silva, A. O., 1990. **Regime alimentar da piraputanga, *Brycon hilarii* Val., 1849 (Characiformes - Characidae), em ambientes lóticos e áreas alagáveis no Pantanal de Mato Grosso**. Cuiabá, 1990 (Monografia - Especialização), Universidade Federal de Mato Grosso, Departamento de Biologia. 59 pp.
- Silva, D. S. B. & Saddi, N., 1989. Frutos nativos da flora da Ilha de Taiamã na alimentação da ictiofauna. **In**: XL Congresso Nacional de Botânica, Cuiabá, MT, Resumos. p. 83.

- Silva, J. S. V. & Kux, H. J. H.; 1992. Thematic mapper and GIS data integration to evaluate the flooding dynamics within the Pantanal, Mato Grosso do Sul State, Brazil. Proceedings of the 1992 International Geoscience and Remote Sensing Symposium. IEEE (Piscataway, New Jersey), 1478-1480.
- Silva, T. C., 1986. **Contribuição da geomorfologia para o conhecimento e valorização do Pantanal**, *In*: Simpósio sobre recursos naturais e Sócio-Econômicos do Pantanal. 1 Corumbá, MS. *Anais...* Brasília, EMBRAPA. pp. 77-90.
- Soares, M. G. M., 1979. Aspectos ecológicos (alimentação e reprodução) dos peixes do igarapé do Porto, Aripuanã, MT. *Acta Amazonica*, 9 (2): 325-352.
- Strüssmann, C.; 1992. **Serpentes do Pantanal de Poconé, Mato Grosso: Composição faunística, história natural e ecologia comparada**. Campinas, 1992 (Dissertação - Mestrado). Universidade Estadual de Campinas, São Paulo. 125pp.
- Strüssmann, C. & Sazima, I.; 1993. The snake assemblage of the Pantanal at Poconé, Western Brazil: Faunal composition and ecological summary. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**. 28 (3): 157-168.
- Sucksdorff, A., 1985. **Pantanal, um paraíso perdido?** Rio de Janeiro, Ed. Rio Gráfica & Ed. Siciliano, 160 pp.
- Taphorn, D. C.; 1992. The Characiform fishes of the Apure river drainage, Venezuela. **Biolonia**, 4: 1-537.
- Tarifa, J. R.; 1986. **O sistema climático do Pantanal. Da compreensão do sistema à definição de prioridade de pesquisa climatológica**. *In*: Anais do Primeiro Simpósio sobre Recursos Naturais e Sócio-econômicos do Pantanal. Corumbá 1984, Departamento de Difusão de Tecnologia, Documento No. 5. Embrapa, Brasília, Brasil, p. 9-27.

- Uieda, V. S., 1984. Ocorrência e distribuição dos peixes em um riacho de água doce. **Rev. Bras. Biol.**, **44** (2): 203-213.
- Valverde, O.; 1972. Fundamentos geográficos do planejamento rural do Município de Corumbá. **R. Bras. de Geogr.**, **34** (1): 49-144.
- Vari, R. P. & Malabarba, R. M; 1998. **Neotropical ichthyology: an overview**. Malabarba, R. P, Lucena, C. A. S., Reis, R. e., Lucena, Z. M. S., Vari, R. P., Schaefer, S. A., eds. Phylogeny and classification of neotropical fishes. Porto Alegre : EDIPUCRS, pp 1-11.
- Welcomme, R. L.; 1985. **River fisheries**. Rome. FAO Fisheries Technical Papers. 330p.
- Wickler, W., 1968. **Mimicry in plants and animals**. Weidenfeld & Nicholson, London.
- Winemiller, K. O., 1989a. Development of dermal lip protuberances for aquatic surface respiration in South American Characid Fishes. **Copeia**. **1989**: 382-390.
- Winemiller, K. O., 1989b. Ontogenetic diet shifts and resource partitioning among piscivorous fishes in the Venezuelan Llanos. **Env. Biol. Fish.**, **26**: 177-199.
- Winemiller, K. O., 1990. Caudal eyespots as deterrents against fin predation in the Neotropical cichlid *Astronotus ocellatus*. **Copeia**. **1990**: 665-673.
- Winemiller, K. O.; 1991.; Ecomorphological diversification in lowland freshwater fish assemblages from five biotic regions. **Ecological Monographs**, **61** (4): 343-365.
- Winemiller, K. O.; 1992. Ecomorphology of freshwater fishes. **National Geographic Research & Exploration**, **8** (3): 308-327.
- Zaret, T. M., 1977. Inhibition of cannibalism in *Cichla ocellaris* and hypothesis of predator mimicry among South American fishes. **Evolution**, **31**: 421-437.
- Zavala-Camin, L.; 1996. **A introdução aos estudos sobre alimentação natural em peixes**. Maringá: EDUEM. 129 p